

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Lauri Palumets

Ruumilise võimekuse suguline dimorfism: evolutsioonilised seletused

Bakalaureuse töö

Juhendaja: *Phd* Juhan Javoš

TARTU 2012

Sisukord

Sissejuhatus	3
1. Ruumiline võimekus ja selle mõõtmine (hindamine)	6
2. Levinumad evolutsioonilised hüpoteesid selgitamaks sugulist dimorfismi ruumilises võimekuses (SDRV).....	13
2.1 Sugulisest valikust lähtuvad hüpoteesid	13
2.2 Muust looduslikust valikust lähtuvad hüpoteesid.....	15
2.3 Arutelu ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi seletavate hüpoteeside üle	17
3. Valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesiga seotud uuringuid vabalt elavate liikide kohta	22
4. Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi- ja selle testimise piirangud.....	28
4.1 Muud SDRV- kujundavad elukäiguomadused	28
4.2 SDRV sesoonne varieeruvus	29
4.3 Laboriloomade kasutamine SDRV uurimisel	30
5. Järeldused inimese kohta	31
Kokkuvõte.....	31
Summary	34
Tänuavaldus.....	36
Kasutatud kirjandus	37

Sissejuhatus

Inimese kognitiivsete, või teiste vaimsete võimetega seotud tunnuste, sugulise dimorfismi uurimine on vastuoluline teema. Evolutsioonilisest vaatepunktist lähtudes on loogiline eeldada, et erinevad liigid, populatsioonid, aga ka erinevad sood on oma arengu jooksul vastamisi seisnud erinevate, või siis erineva tugevusega evolutsiooniliste valikusurvetega. Need erinevused valikusurvetes on tõenäoliselt viinud ka erinevate kohastumusteni. Seda, et pikad jalad on jänesele hea kohastumus kiskja eest põgenemisel, või sellesama kiskja teravad kihvad on hea kohastumus jänese püüdmiseks, ei sea naljalt keegi kahtluse alla. Ometigi, kui sama evolutsioonilist loogikat kasutada inimliigi puhul, veel enam, tuues esile grupierinevusi vaimsetes võimetes, siis tekib ühiskonnas, aga ka mõningates teadusringkondades valuline vastureaktsioon.

Psühholoog Jüri Alliku (Allik 2011) hinnangul tekivad need vastuolud, kui teadlaste uurimistulemused lähevad vastuollu fundamentaalsete eeldustega inimese loomuse kohta, mis on seatud ühiskonna aluseks. Nii algab ka näiteks USA iseseisvusdeklaratsiooni teine lõik sõnadega: „Me peame endastmõistetavaks tõdesid, et kõik inimesed on loodud võrdselt, Looja on varustanud nad võõrandamata õigustega, teiste seas õigusega elule, vabadusele ja õnnepüüdlusele.“ Sageli tõlgendatakse võrdsust ja võõrandamata õigusi laiemalt ja siis satuvad nende hulka ka kõik muud omadused, kaasa arvatud vaimsed võimed. Idee, et ühel eraldi võetud inimesel on mõne koha pealt suuremad võimed, kui mõnel teisel, on veel vastuvõetav, kuid tõdemust, et üks inimgrupp on keskel läbi mõne võime poolest andekam mõnest teisest grupist, püütakse paaniliselt vältida (Allik 2011).

Evolutsioonibioloog ei esita üldjuhul küsimusi „üleüldisest võrdsusest“ või „võõrandamata õigustest“. Pigem räägitakse selle asemel kohasusest. Kui üks sugu ongi mingi tunnuse lõikes kohasem kui teine sugu, ei tähenda see tingimata, et see sugu oleks üldiselt kohasem kui teine. Tõenäoliselt on kohasus ühe tunnuse lõikes lõivsuhtes mõne teise tunnusega, ehk siis kõike head korraga ei saa. Mingi tunnuse avaldumist uurides lähtub bioloog eelkõige küsimusest miks. Miks üks või teine tunnus avaldub, miks see tunnus avaldub ühel liigil (ühel sool), aga mitte teisel. Mis on selle tunnuse funktsioon. Kas ja kuidas aitab mingi konkreetne käitumisviis kaasa organismi läbilöögivõimele olelusvõitluses, tema

kohasusele. Näiteks, miks inimliigi puhul on isastel järjepidevalt mõõdetud paremat ruumilist võimekust kui emastel. Kui tegemist on kohastumusega, siis kohastumusega millele?

Kui ühe liigi puhul on leitud mingi tunnuse ja kohasuse vaheline korrelatsioon, ei pruugi see tingimata veel tähendada nende kahe vahelist põhjuslikku seost. Üheks hüpoteesi kontrollimise võimaluseks on liikidevaheline võrdlus. Kui inimesel on leitud tunnus, mis varieerub sõltuvalt soost, siis on mõistlik küsida, kas selline tunnuse avaldumise muster võib esineda ka teistel sarnase käitumisega (füsioloogiaga) liikidel. Hüpoteesi suurema usaldusväärsuse ja seletusjõu huvides on tähtis leida (välja töötada) käsitus, mis suudaks haarata kõiki liike, kellel vastav tunnus avaldub. Nagu käesolevas töös selgub (vt allpool), on olemasolevatest hüpoteesidest ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi seletamisel sellele kriteeriumile kõige lähemal Gaulini ja Fitzgeraldi (1986) koduterritooriumi hüpotees, mis seob sugulise dimorfismi liigi paarumissüsteemi ja sugude koduterritooriumide suhteliste suurustega. Teoreetiliselt on koduterritooriumi hüpotees kohandatav kõigile liikidele, millel on lahksooline anisogaamne sigimine.

Olgugi, et Gaulini ja Fitzgeraldi hüpotees tundub evolutsioonilisest loogikast lähtudes kõige laiahaardelisem ja parima seletusjõuga, ei ole see rangelt võttes teaduslikku kinnitust leidnud. Liikidevahelist võrdlev-fülogeneetilist meetodit kasutades näitasid Clint jt (2012), et senistele uuringutele tuginedes ei saa täie usaldusväärsusega kinnitada Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesi paikapidavust (vt täpsemalt allpool). Ja siit jõuamegi järjega tagasi inimühiskonnani.

Isiksusepsühholoog Robert Hogan on kirjutanud, et iga oluline avaliku elu poliitika, iga märkimisväärne üldistus ajaloos, majanduses, politoloogias tugineb suuresti teadvustamata ja hindamata oletustel (*unevaluated assumptions*) inimese loomuse kohta (Hogan 2006). Seetõttu on oluline, et need oletused saaks ümber lükatud või siis tõsiseltvõetava teadusliku sisu. Üheks selliseks näiteks inimloomuse kohta käivatest oletustest on eeldus sugude võrdsusest vaimsetes võimetes. Ometigi on küllalt alust väita, et mõnedes spetsiifilistes võimetes on suguline dimorfism märkimisväärne. Ruumiliste võimete suguline dimorfism on käesoleva töö teemaks valitud, kuna see on üks enim uuritud ja selgepiirilise sugudevaheline kognitiivne erinevus, mida on täheldatud paljudel imetajaliikidel, kaasa arvatud inimene (Jones et al 2003). Samuti on viimasel ajal lisandunud mõningad uuringud

väljastpoolt imetajate klassi. Olgugi, et tegemist on palju uuritud valdkonnaga (eelkõige inimese ja laborinäriliste puhul), tekitab see endiselt teadusringkondades tuliseid vaidlusi ja vastasseise.

Käesoleva töö esimeses peatükis määratlen ruumilise võimekuse mõiste ja annan ülevaate selle mõõtmise levinumatest meetoditest. Teise peatüki eesmärgiks on seada inimliigil esinev suguline dimorfism ruumilises võimekuses (SDRV) laiemasse konteksti. Paljudes teadustöodes käsitletakse SDRV-i kui midagi inimliigile ainuomast, millest tulenevalt ka siin töös välja toodud üheksast SDRV-i seletavast hüpoteesist viis on inimliigi kesksed. Püüan nendest üheksast teaduskirjandusest leitud hüpoteesist välja sõeluda need, mis peavad kõige paremini vastu ka liikidevahelises võrdluses.

Kolmandas peatükis tutvustan mõningaid olulisemaid uuringuid, mis annavad empiirilist kinnitust käesolevas töös kõige laiahaardelisemaks osutunud Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesile. Artiklid on valitud lähtudes kolmest printsiibist: esiteks, vältimaks sisearetuse, kunstliku valiku ja piiratud territooriumi mõjusid, käsitlen uuringuid, mis on tehtud vabalt elavate liikidega; teiseks, püüan anda fülogeneetiliselt võimalikult laiahaardelise pildi käsitledes võimalikult erinevaid loomarühmi; kolmandaks, püüan tuua näiteid võimalikult erinevatest paarumissüsteemidest.

Neljandas peatükis käsitlen Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesiga seotud piiranguid, nii sisulisi kui ka hüpoteesi testimisel esinevaid. Viiendas peatükis teen uurimusest järeldusi inimliigi kohta.

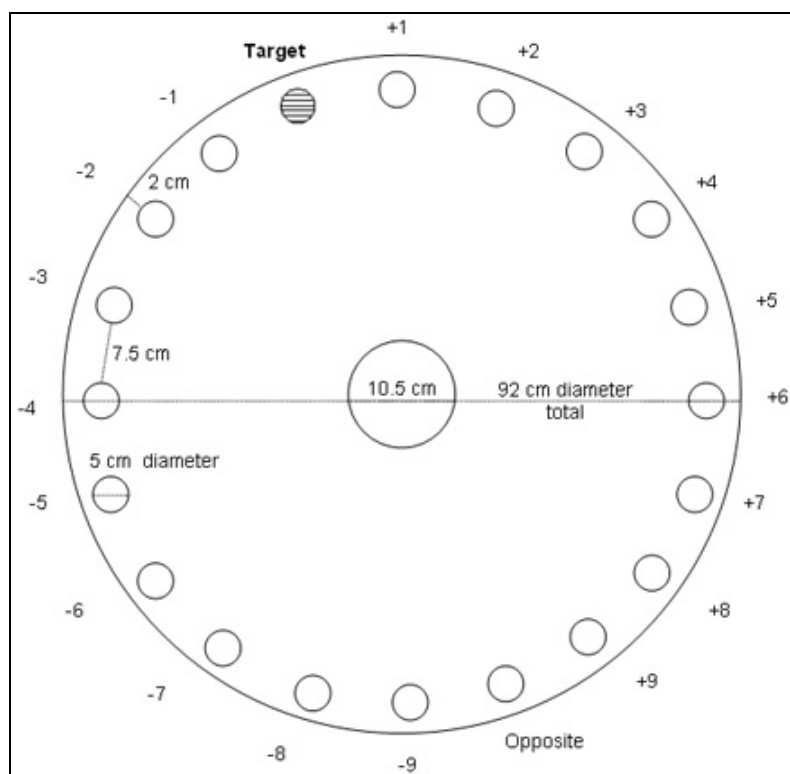
1. Ruumiline võimekus ja selle mõõtmine (hindamine)

Olgugi, et erialakirjanduses kasutatakse mõistet ruumiline võimekus (*spatial ability*), suhteliselt vabalt ja laialdaselt, ei õnnestunud teadusartiklitest, õpikutest ega entsüklopeediatest leida selle termini definitsiooni. Seega tekib küsimus, kas kõik ruumilisest võimekusest kirjutavad artiklid räägivad ikka täpselt ühest ja samast asjast. Et ei tekiks terminoloogilisi arusaamatusi, defineerin mõiste lähtudes käesolevas töös refereeritud artiklites esitatud ruumilist võimekust puudutavatest tunnustest. Ruumiline võimekus (*spatial ability*) on võime lahendada probleeme, mis on seotud objektide või kujundite vaheliste ruumiliste seostega, nagu näiteks nende asendid, suurused, suunad ja vahemaad. Ruumiline võimekus ei ole ühikuliselt mõõdetav tunnus ja sisaldab endas elemente mitmetest erinevatest kognitiivsetest võimetest, nagu näiteks ruumiline mälu (*spatial memory*), ruumiline õppimisvõime (*spatial learning*) ja suunataju (*spatial perception*). Loomade puhul (eriti kui eesmärgiks on liikidevaheline võrdlus) võrdsustatakse ruumiline võimekus tihti võimega navigeeruda ruumis, lähtudes eeldusest, et navigeerimine on olnud läbi evolutsioonilise ajaloo peamine ruumilist võimekust kujundav tegur (Dabbs et al 1998).

Ka kognitsioon (*cognition*) ja kognitiivsed võimed (*cognitive ability*) on rangelt võttes defineerimata mõisted ja iga teadusharu tõlgendab neid erinevalt. Siin töös olen aluseks võtnud õpikus „Behavioural Ecology“ (Danchin et al 2008) toodud definitsiooni. Loomad on läbi meeleeelundite pidevalt eksponeeritud infovoole, mille edukast töötlemisest ja rakendamisest sõltub suurel määral nende ellujäämine ja sigimine. Kognitiivseks võimeks nimetatakse organismi võimet vastu võtta, omandada, meelde jätta ja kasutada keskkonnast pärit informatsiooni (Danchin et al 2008).

Ruumilise võimekuse mõõtmiseks (hindamiseks) kasutatakse väiksemate loomade puhul üldjuhul erinevaid labürinte. Labürinti läbimise edukuse hindamisel mõõdetakse sihtmärgini jõudmise aega (*latency*), teekonna pikkust (*path length*), tehtud vigade arvu (*committed errors*) (veaks on näiteks liikumine vale uru juurde) ja hinnatakse otsingu strateegiat (Jašarevič et al 2012). Nende näitajate kokkuvõttes hinnatakse ruumilist võimekust. Levinumateks näriliste ja teiste kuivamaaimetajate testimisvahendiks on Morris'e veelabürint (*Morris water maze*), või Barnes'i labürint (*Barnes maze*). Kumbki neist ei ole klassikalises mõttes labürint, esimene on läbipaistmatu vedelikuga täidetud vann, kus

vahetult veepinna all on platvorm, mille katseloom peab leidma lähtudes väljaspool vanni olevatest märkidest. Motiveerivaks teguriks on looma soov veest välja pääseda. Barnesi labürindi (Joonis 1) puhul on tegemist suure kettakujulise lauaga, mille servades on avauseid (osad neist on blokeeritud), kust pääseb urgudesse (taskutesse) – motiveerivaks teguriks on süüa või looma püüd varju otsida, näiteks ereda valguse ja kõlaritest tulevate loodusliku vaenlase häälsüste eest. Samuti kasutatakse Barnesi labürindi analoogi, radiaalset labürinti, kus taskute asemel on platsilt väljuvad nn „kiired“ (Haley, Raber 2011). Nagu kõigi kognitiivseid võimeid mõõtvate testide puhul, nii ka labürindi katsetes on kolm etappi. Esiteks kohanemine (*habituation*), mis on vajalik katselooma harjumiseks uue keskkonnaga, vastasel juhul võib hirm mõjuda looma sooritusele halvavalt. Teiseks treening, et iga loom õpiks ülesannet teatud tasemel lahendama või siis on kõigile loomadele ette nähtud mingi kindel arv treeningsessioone. Kolmandaks etapiks on testimine, mis näitab kui hästi loom õppis selgeks ülesande ja mil määral on sooritus seotud looma kognitiivsete võimetega (Haley, Raber 2011).



Joonis 1 Barnesi labürindi skeem, mõõdud vastavad laborihiirte puhul kasutatavatele standarditele. Loom asetatakse ringi keskele peaga juhuslikus suunas. Väljaspool katseseadet asub sirm, millele on kinnitatud märgid (nt geomeetrilised kujundid), mis on loomale orientiiriks õige põgenemisuru või sööda leidmisel (Sunyer et al 2007).

Veeloomade puhul kasutatakse veega täidetud süsteeme. Mida lihtsama närvisüsteemiga loom, seda vähemate valikuvõimalustega seade, kuni kõige lihtsama T-kujulise labürindini välja (Alves et al 2007; Tierney et al 2013). Samas tekib lihtsa närvisüsteemiga loomade puhul küsimus, kuidas üldse ruumitaju erinevusi mõõta, või kuidas seda teha nii, et tulemused oleks võrreldavad enam arenenud närvisüsteemiga liikidega.

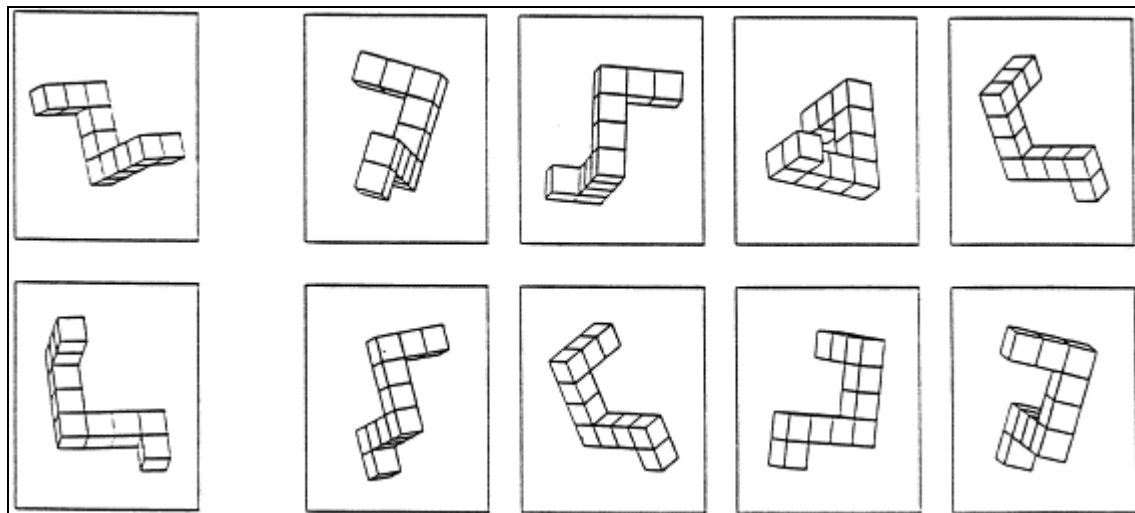
Tulemused ruumilist võimekust mõõtvates testides ei olene ainult looma kognitiivsetest võimetest, vaid ka muudest mõjudest. Jašarevič jt (2012) kaardistasid tegureid, mis kokkuvõttes annavad tulemuseks ühe sugupoole paremad tulemused ruumiliste võimete testides. Nad leidsid, et mõju omavad nii sugude erinevad käitumiseelistused kui ka otseselt erinevad kognitiivsed võimed. Leiti, et olulisteks teguriteks, mis põhjustavad ühel helehamstriku liigil (*Peromyscus maniculatus bairdii*) isaste paremaid tulemusi labürindis navigeerumisel, võrreldes sama liigi emaste ja kontroll-liigi isastega, on paranenud ruumiline mälu (*spatial memory*), suurenenud aktiivsus (*activity*), kõrgeenenud uudishimulikkus (*exploratory behaviour*) ja vähenenud kartlikkus (*anxiety-like behaviour*).

Kognitiivsete võimete (nt ruumiline mälu) hindamisel on eriti oluline looma valitud strateegia. Barnes'i labürindis kasutatud strateegiad saab laias laastus jagada kolmeks: (1) juhuslik/kombineeritud strateegia (*random/mixed search*) - juhuslik organiseerimatu liikumine, kusjuures loom naaseb korduvalt labürindi tsentrisse, enne kui tuvastab õige uru; (2) järjestikune/tigmotakiline strateegia (*serial/thigmotaxic search*) - loom külastab urge liikudes päripäeva või vastupäeva ja satub vähemalt kahe blokeeritud uru juurde enne õiget; (3) otsene suunatud strateegia (*direct search*) – loom liigub kohe labürindi õigesse sektorisse ja õigesse urgu, või satub enne õiget urgu mitte rohkem kui ühte naabruses asuvasse blokeeritud urgu. Parematele ruumilistele võimetele viitavad lühem testi läbimise aeg ja teekond, vähem vigasid ning otsese suunatud strateegia kasutamine, kusjuures viimane viitab otseselt parematele kognitiivsetele võimetele (Jašarevič et al 2012).

Inimeste puhul kasutatakse reaalseid labürinte vähe, kuna nende mõõtmel peaks olema märkimisväärselt suuremad. Nii tehnilistel, majanduslikel kui ka ajaloolistel põhjustel (nt liikidevahelist võrdlust pole nii tähtsaks peetud) on peamiselt kasutatud nn „*paper-pencil*“ meetodil koostatud teste, milles tuleb näiteks tuvastada paberil kujutatud esemete

asendite muutusi või leida piltidelt gravitatsioonilisi või kinesteetilisi ebaloogilisusi. Samas on küsitav, kas sellised testid ikkagi mõõdavad ruumilist võimekust või hoopis muid kognitiivseid võimeid (Linn & Petersen, 1985). Jones jt (2003) võrdlesid „*paper-pencil*“ tüüpi uuringuid, uuringutega mida viidi läbi reaalseste esemetega kolmemõõtmelises ruumis ja leidsid, et mida suurem on ülesande reaalne ruumiline element, seda paremini võrreldes naistega mehed teste sooritavad.

Üheks ruumilise võimekuse hindamise viisiks on mõtteline pöördtest (*mental rotation test*; Joonis 2), mis eeldab võimet kujutada ette kahe- või kolmedimensionaalseid objekte teistest perspektiividest, kui pildil või ruumis vaatlejale on esitatud (Puts et al 2007). Silverman jt (2000) leidsid, et kolmedimensionaalse pöördtesti tulemused ennustavad küllaltki täpselt ette sooritust navigatsiooniülesannete lahendamisel päriselulistes situatsioonides, nagu näiteks orienteerumine tagasi lähtepositsioonile, pärast liikumist metsamaastikul. Samuti leiti olevat suguline dimorfism kolmedimensionaalse pöördtesti puhul sama märkimisväärne, kui otsest navigeerimist nõudvate ülesannete puhul. Ka selle testi puhul on sugulise dimorfismi avaldumisel oluline ruumilise komponendi määr. Kolmedimensionaalsete testide puhul on leitud suurem suguline dimorfism meeste kasuks, kui kahedimensionaalsete testide puhul (Voyer et al 1995).



Joonis 2 Kaks näidisülesannet kolmedimensionaalsest pöördtestist. Katses osaleja peab tuvastama, milline parempoolses reas antud neljast kujundist on vasakult esimese kujundiga identne (Silverman et al 2000).

Selleks, et uurida inimese ruumilist võimekust laboritingimustes ja samas saada andmeid liikidevaheliseks võrdluseks, kasutatakse arvutisimulatsioone. Arvutisimulatsioonid kujutavad endast üldjuhul virtuaalseid labürinte, milles katsealustel tuleb orienteeruda. Virtuaalsete labürintide eeliseks on uuringute odavus, samas võrreldavus teiste liikidega, kelle ruumilist võimekust uuritakse reaalses labürintides (Haley, Raber 2011). Üheks esimeseks virtuaalse labürinti prototüübiks oli Astur jt (1998) arendatud virtuaalne versioon Morrisse veelabürintist, kus katsealuste ülesandeks on juhtkangi kasutades basseini ringi liikuda ja leida varjatud platvorm. Ainukesteks platvormi asukohale viitavateks vihjeteks on basseini ümbritsevas ruumis paiknevad objektid ja märgid. Test sisaldas, vastavalt abistavate vihjete hulgale, kolme raskusastet. Kõigis raskusastmetes ilmnis tähelepanuväärne meeste paremus. Kontrollkatses, kus platvorm oli nähtav märkimisväärseid sugulisi erinevusi sooritusel ei ilmnunud, millest järeldub, et sugudevahelise erinevuse põhjuseks ei olnud mõni kõrvaline asjaolu, nagu parem juhtkangi käsitlemine või virtuaalsete keskkondade tundmine. Mitmed tänapäevased virtuaallabürintide versioonid meenutavad pigem arvutimänge, kus tuleb maastikul täita mingisugune navigeerimisega seotud missioon (*Memory Island*) või tuvastada vaatevälja ilmuvaid objekte ja nende asukohti (*Novel Image Novel Location*) (Haley, Raber 2011).

Mitte kõigis ruumilist võimekust mõõtvates katsetes pole leitud ühest meeste paremust. Mitmetes inim-uuringutes on näidatud naiste paremust objektide asukohtade mäletamises (*object location memory tasks*). Voyer jt (2007) metaanalüüsis vaadeldi võrdlevalt uuringuid, kus oli uuritud objektide identifitseerimise ja mäletamise võimet (*object identity memory*) ja uuringuid, kus uuriti objektide paiknemise mäletamist (*object location memory*). Objektide identifitseerimise uuring mõõdab peaaesjalikult esemete või kujundite ära tundmist ja mäletamist, samas objektide paiknemise uuringus lisandub ruumiline komponent, seega saab esemete identifitseerimise uuringuid kasutada võrdlusalusena, et hinnata ruumilise komponendi mõju. Voyeri uurimisgrupi (2007) poolt vaadeldud objektide identifitseerimise uuringute tulemused olid homogeensed (tunnuse dimorfism erinevates uuringutes üldjuhul samasuunaline ja sarnase suurusjärguga) ja näitasid naiste paremust. Ka objektide asukohtade uuringutulemuste tunnuse dimorfism jäi samasse suurusjärku naiste kasuks, kuid uuringute tulemused olid väga heterogeensed. Naiste ülekaal avaldus selgemalt üle kolmeteistaastaste seas, samas meeste tulemused paranesid, kui oli

lisaks vaja hinnata objektide vahemaid, ehk suurenes ülesande ruumiline komponent. Tõenäoliselt tulenevad naiste paremad tulemused sellistes testides siiski pigem nende paremast objektide identifitseerimisest ja lingvistilisest võimekusest kui paremast ruumilisest võimekusest (Voyer et al 2007).

Osade liikide puhul on ruumiliste võimete otsene mõõtmise erinevate testidega keeruline, või on see liiga kallis. Sellistel puhkudel kasutatakse ka kaudset meetodit, ehk hinnatakse ruumilise võimekusega seotud ajupiirkondade suhtelist suurust ja ehitust. Mitmetes uuringutes on kinnitust leidnud, et ruumiline võimekus on seotud aju hipokampuse funktsioonidega (Yaskin 2011, lindude ja imetajate ülevaateartikkel). Paljude polügüünsete liikide puhul, kus isastel esineb suurem koduterritoorium kui emastel, on hipokampus suguliselt dimorfne, olles isaste puhul, võrreldes ülejäänud aju osadega suhteliselt suurem kui emastel. Mitmetel nendest liikidest on ka mõõdetud ruumilist võimekust (*Microtus pennsylvanicus*, *Peromyscus maniculatus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Homo sapiens*) (Burger et al 2013). Aju- ja ruumilist võimekust mõõtvate uuringute võrdlemisel on leitud, et üldjuhul on hipokampuse suhteline suurus seotud ruumilise võimekusega (Burger et al 2013). Samas nende monogaamsete liikide puhul, kus puudub sugude vaheline erinevus koduterritooriumi suuruses hipokampuse suhtelise suuruse sugulist dimorfismi ei esine (Jacobs et al 1990).

Siiski ei saa Puts jt (2007) järgi mingi liigi isaste ja emaste loomade hipokampuse suhteliste suuruste erinevusi võtta kui otsest kinnitust erinevast ruumilisest võimekusest, kuid tõenäoliselt on see siiski viiteks sellele. Või siis vastupidi, kui hipokampuse suuruses ei esine sugulist dimorfismi, ei pruugi see tähendada, et puudub suguline dimorfism ruumilises võimekuses. Ruumilise võimekusega seotud neuraalse koe sugulised erinevused võivad olla raskesti tuvastatavad, nagu suuruse erinevused väga spetsiifilistes ja väikestes regioonides, erinevused rakkude suuruses, neuronite tiheduses, dendriitide hargnemises (*dendritic arborization*), samuti erinevused molekulaarsel tasandil. Tihtipeale on ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi puhul tegu kõigi eelpool mainitud põhjuste koostoimega. Lisaks hipokampus-kompleksile on leitud, et ruumilise võimekusega on seotud veel aju osasid nagu näiteks prefrontaalne ja parietaalne korteks (*prefrontal and parietal cortices*) ja eesaju basaalne osa (*basal forebrain*) (Puts et al 2007).

Kuna mitmetel liikidel on nii fenotüübis kui ka ruumilise võimekusega seotud neuraalstruktuurides sugulised erinevused märgatavad ja tegeldakse ka ruumilise võimekuse mõõtmise ja hindamisega, siis tekib küsimus tunnuse dimorfismi määra. Inimese ja laborirottide (*Rattus norvegicus*) kohta on teaduskirjanduses leida mitmeid meta-analüüse, mis näitavad isaste mõõdukat või tugevat paremust erinevates ruumilist võimekust hindavates uuringutes. Maeda jt (2013) käsitlesid oma meta-analüüsis seitsmekümne kolmedimensionaalse mõttelise pöördtesti (*3D rotation test*) tulemusi. Uuringu kokkuvõttes oli standardiseeritud erinevus (*standardized difference*) sugude vahel 0,57 (Hedges' $g = 0.57$). Voyer et al (1995) kogusid kokku kõik saadaolevad inimese ruumilist võimekust kajastavad uuringud (286 uuringut) ja leidsid, et enamik teste näitavad meeste märkimisväärset paremust (286 uuringu korrigeeritud Cohen's $d = 0,37$), kusjuures kõige kõrgemat dimorfismi täheldati mõtteliste pöördtestide kategoorias (korrigeeritud Cohen's $d = 0,67$). Laborinäriliste meta-analüüs, mis käsitles erinevate labürindi-uuringute tulemusi (Jonasson 2005) näitab isaste rottide (*Rattus norvegicus*) puhul märkimisväärset paremust ruumilistes võimetes (korrigeeritud Cohen's $d = 0,76$), samas suurt erinevust erinevate laboritüvede vahel. Laborihiirte (*Mus musculus*) puhul jällegi leiti kerge emaste paremus, (korrigeeritud Cohen's $d = 0,18$). Ka hiirte puhul ilmnes erinevate tüvede erinev sugulise dimorfismi määr. O'Leary jt (2011) omakorda leidsid Barnesi labürindis kolmeteistkümmet laborihiire tüve uurides kahe puhul kerge isaste paremuse, ülejäänute puhul sugulist dimorfismi ei täheldatud. Laborinäriliste puhul on probleemiks pikka aega kestnud sisearetus ja territooriumide piiratus, mistõttu on tunnuse avaldumine tõenäoliselt moonutatud võrreldes vabas looduses elavate sarnaste liikide ja liigikaaslastega. Vabas looduses elavate liikide kohta tehtud uuringutest kirjutan lähemalt neljandas peatükis, „Valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesiga seotud uuringuid vabalt elavate liikide kohta“.

2. Levinumad evolutsioonilised hüpoteesid selgitamaks sugulist dimorfismi ruumilises võimekuses

Paratamatult tekitab eelpool kirjeldatud selgete suguliste erinevuste olemasolu ruumilises võimekuses küsimuse, kuidas ja miks sellised erinevused on välja kujunenud. Aastakümnete jooksul on välja pakutud mitmeid erinevaid hüpoteese.

Laias laastus saab ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi selgitavad hüpoteesid jagada kaheks. Esiteks hüpoteesid, mille kohaselt peamiseks dimorfismi kujundavaks valikujõuks on suguline valik. Teiseks hüpoteesid, mille järgi peamiseks tunnuse dimorfismi kujundavaks valikujõuks on muud loodusliku valiku vormid: ellujäämisvalik ja hõimuvalik. Ruumilise võimekuse sugulisi erinevusi saab selgitada sugulise valikuga, kui ruumilise võimekuse muutus mõjutab mingil põhjusel ühe sugupoole paarumisedu rohkem, kui teise sugupoole paarumisedu. Samamoodi, ellujäämisvalik toimib ilmselt siis kui ruumiline võimekus mõjutab ühe sugupoole ellujäämist rohkem kui teisel sugupoolel, hõimuvalik aga siis kui ühe sugupoole ruumiline võimekus mõjutab järglaste (või muude lähisugulaste) edukust rohkem kui teise oma. Nii sugulisest valikust, kui ka muudest valikuvormidest lähtuvad hüpoteesid on adaptatsioonilis- territoriaalsed ehk seotud erinevate põhjustega, miks ühel või teisel sugupoolel on vaja territooriumi laiemalt või aktiivsemalt kasutada. Erandiks on Clint jt (2012) poolt välja pakutud hormonaalse kõrvalefekti hüpotees (*testosterone spill over hypothesis*, vt. allpool).

2.1 Sugulisest valikust lähtuvad hüpoteesid

1. Alexander (1979) on välja pakkunud meeste sõjakäikude hüpoteesi (*male warfare hypothesis*), kus meeste peamiseks motiiviks territooriumi laiendada on soov korraldada sõjakäikusid teiste hõimude vastu, et elimineerida sigimiskonkurente ja viljastada rohkem naisi. Naistel samasugust ajendit ei ole, see võibki olla põhjus, miks nende ruumiline võimekus on kehvem. Muude liikide puhul on selliseid isaste organiseeritud grupiviisilisi sõjakäikusid täheldatud veel näiteks šimpanside puhul (Wrangham, Glowacki 2012).

2. Emaste valiku (*female choice*) hüpotees. Selle hüpoteesi kohaselt eelistavad emased paarumispartnerina isaseid, kes on edukad jahimehed. Paremad jahimehed on omakorda need, kellel on paremad ruumilised võimed (Sherry & Hampson, 1997). Erinevalt Silvermani ja Ealsi (1992) meeste toidukogumise hüpoteesist (vt allpool), on siin peamiseks

valikujõuks suguline, mitte ellujäämisvalik, kusjuures isased võistlevad, erinevalt sõjakäikude hüpoteesist, omavahel emaste tähelepanu pärast, mitte niivõrd juurdepääsu kindlustamiseks emastele. See, et tänapäevastes küttide-korilaste kogukondades meeste jahialane edukus korreleerub nende sigimisedukusega on hästi uuritud ja kinnitust leidnud (ülevaateartikkel Smith 2004). Üheks emaste valiku hüpoteesi kaudseks kinnituseks on Hawkes (1991) uuringud, kus ta näitas, et tihti on küttide ja korilastena elavate hõimude puhul jahipidamisest tulenev energeetiline kasu väiksem kui korilusel. Kuna uuritud loodusrahvaste naised millegipärast eelistavad ikkagi jahti pidavaid mehi, siis võib jaht olla sugulisele valikule alluv isaste kulukas signaal.

3. Koduterritooriumi hüpotees (*range size hypothesis*) seob ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi liigi paarumissüsteemi ja sugude suhteliste koduterritooriumide suurustega. Laborinäriliste puhul on isaste loomade (*Rattus norvegicus*) paremat ruumilist võimekust täheldatud juba peaaegu sajandi eest (Hubbert 1915). Evolutsioonilise selgituse pakkusid nähtusele välja Gray ja Buffery (1971) oletades, et laboris kasutatavate näriliseliiikide puhul on isaste parem ruumiline võimekus, võrreldes emastega, seotud nende suurema koduterritooriumiga looduskeskkonnas. Gaulin ja Fitzgerald lisasid 1986. aastal oletuse, et peamiseks koduterritooriumide suuruse sugulist varieerumist põhjustavaks teguriks on tõenäoliselt liikide erinevad paarumissüsteemid. See tähendab, et suguline valik kujundab isaste ja emaste loomade territooriumi kasutust niisamuti, kui ülejäänud paljunemisstrateegia tunnuseid. Polügüünsete ja promiskuiteetsete liikide puhul liiguvad isased eeldatavasti laiemalt ringi kui emased, kuna see on efektiivne moodus suurendada ligipääsu potentsiaalsetele sigimispartneritele. Samas monogaamsete liikide puhul on sellise ringihulkumise tasuvus märksa väiksem, kuna suurem osa kohatavatest emastest on tõenäoliselt juba hõivatud. Iga paarumissüsteemi puhul eeldatakse, et oskus lahendada ruumilist võimekust nõudvaid ülesandeid on vastavuses looma vajadusega ringi liikuda. Isaste/emaste erinevused ruumilises võimekuses sõltuvad niisiis mitte niivõrd looma soost iseeneses, kui pigem liigi paarumissüsteemist ja sellega seotud eri sugude poolt rakendatavatest sigimistaktikatest. Isastel on arenenud paremad ruumilised võimed ainult siis, kui nad on liikuvamad (st neil on suurem koduterritoorium) kui emastel. Nii näiteks võib polüandrilise paarumissüsteemi puhul olla ruumiline võimekus parem hoopis emasel loomal (Gaulin, Fitzgerald 1986).

Sugulise valiku rolli SDRV väljakujunemises kinnitavad uuringud, mis demonstreerivad SDRV-i seotust suguküpsuse ja hooajaliselt sigivatel liikidel ka sigimishooaegadega. Näriliste hulgas on perekondi, kellel erinevate liikide paarumissüsteemid erinevad kardinaalselt. Uruhiire (*Microtus*) perekonnas on mõned liigid tugevalt monogaamsed samas teised jälle polügüünsed. Nende polügüünsete liikide puhul on näidatud, et isaste suurem koduterritoorium on seotud konkurentsiga sigimispartnerite pärast, kuna väljaspool sigimishooaega territooriumi suuruse suguline dimorfism kaob ja SDRV väheneb (Gaulin, 1992; Gaulin, Fitzgerald, 1988). Samuti on laborikatsetega näidatud, et monogaamsete liikide puhul isaste paremust ruumilises võimekuses ei esine, olgugi et polügüünsete liikide puhul on see selgelt olemas (Gaulin, Fitzgerald 1986, 1989).

2.2 Muust looduslikust valikust lähtuvad hüpoteesid

4. Hajumise hüpoteesi (*dispersal hypothesis*) järgi on ruumiline võimekus sooti erinev liikidel, millel esineb suguline erinevus juveniilsete isendite hajumises - sugupoolel mis liigub uutele territooriumidele on ka paremad ruumilised võimed. (Silverman & Eals, 1992).

5., 6. Küttide-korilaste teooriast (Silverman, Eals 1992) välja kasvanud ja ellujäämisvalikust lähtuvad hüpoteesid põhinevad eeldusel, et läbi inimkonna evolutsioonilise ajaloo on valitsenud sugude vaheline tööjaotus (*Female Foraging hypothesis and Male foraging hypothesis*). Mehed on adapteerunud küttimisele, mis eeldab head navigeerumist võõral maastikul, ehk orienteerumist pigem eukleidilisi orientiire kasutades (*Eukleidian spatial abilities*) (ilmakaared, rännakuaeg, distants). Samas naised spetsialiseerusid korilusele ja kasutavad pigem maastikumärkidest ja suhtelistest suundadest (parem-vasak, ees-taga) lähtuvat strateegiat, millel on eelis orienteerumisel tuttavas keskkonnas (Choi, Silverman 2003). Hüpoteesi toetuvad peamiselt testidele, mis näitavad et mehed ja naised on suhteliselt edukamad erinevat tüüpi mälu ja ruumiliste võimete ülesannetes. Kõige ulatuslikum uuring korraldati 2006. aastal BBC egiidi all, mis kaasas üle 255 000 inimese neljakümnes riigis (Reimers 2007). Selle uuringu tulemusi analüüsides jõudsid Silverman jt (2007) järgmistele järeldustele. Esimese, kolmedimensionaalse mõttelise pöördtesti (*mental rotation test*; joonis 2) puhul olid edukamad mehed, sõltumata oma kultuurilisest või etnilisest taustast. Teises, objektide asukohtade mäletamise testis (kasulik adaptatsioon koriluseks) olid jällegi edukamad naised (Silverman et al 2007).

7. Emaste suurema otsese sigimispäruuse ja lõimetishoolde hüpoteesi (*fertility and parental care hypothesis*) kohaselt suureneb emaste reproduktiivne edukus tänu vähenenud liikuvusele tiinuse ja järglaste eest hoolitsemise ajal, kuna kulub vähem energiat ja väheneb oht kiskjate saagiks langeda. Vähenenud liikuvusest tulenev väiksem vajadus ruumiliste võimete järele omakorda võib kaasa tuua nende taandarengu sigimise ja järglaste eest hoolitsemise ajal (Sherry, Hampson, 1997). See on ka ainuke hüpotees, mis selgitab mõnedes uurimustes leitud negatiivset seost kõrge östrogeeni taseme ja ruumilise võimekuse vahel (Sherry & Hampson, 1997).

8. Ecuyer-Dab ja Robert (2004) pakkusid välja kahekordse valiku hüpoteesi (*twofold selection process*). Tõenäoliselt on isastele imetajate iseloomulikud ruumilised võimed välja kujunenud, tänu tihedale intraseksuaalsele konkurentsile, ehk suuremat rolli on mänginud suguline valik (*range size hypothesis*) ja emaste ruumilised võimed omakorda enam mõjutatud ellujäämisvalikust ja hõimuvalikust (*the “staying alive” and “fertility and mothering” hypotheses*). Imetajate puhul on üldjuhul isastevaheline sigimiskonkurents tihedam kui emastel, selle tõttu – nagu koduterritooriumi hüpotees polügüünsete liikide kohta eelpool sedastab, on ka isased riskialtimad. Mida rohkem keskkonnas ringi liikuda seda suurem on oht sattuda ohtlikku olukorda, näiteks langeda kiskja saagiks. Samas rohkem järglastega seotud emased, on vähem riskialtid ja enam orienteeritud ellujäämisele. Enamuse imetajaliikide puhul sõltub järglaste ellujäämus rohkem ema, kui isa eluspüsimisest. Kuna järglaste eluspüsimine on otseselt seotud emahoolega, siis on ema sunnitud olema järglaste läheduses, ehk küllaltki paikne (Campbell 1999). Järglaste eest hoolitsemine ja (koos nendega) kiskjate eest hoidumine nõuab samas kodupiirkonna head tundmist, ehk head mälu (Ecuyer-Dab, Robert 2004). Labürindis navigeerumise katsetes on leitud, et sarnaselt inimesele kasutavad ka emased rotid orienteerumisel rohkem labürindis leiduvaid märke, mis viitab mäluga seotud strateegiate kasutamisele, samas isased rotid kasutavad orientiiridena rohkem ruumi kuju ja suundasid. (Williams, Barnett, Meck, 1990; Williams and Meck, 1991).

9. Eelnevatest adaptatsioonilistest hüpoteesidest hoopis eraldiseisvana saab vaadelda Clint jt (2012) hüpoteesi sugulisest dimorfismist ruumitajus, kui testosterooni kõrval efektist (*testosterone spill over hypothesis*). Adaptatsioonilistes mudelites käsitletakse testosterooni

ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi proksimaalse põhjusena, ehk vahetult tunnust esile kutsuva mehhanismina. Clint jt oletuse (2012) kohaselt on aga eelkõige oluline testosterooni roll primaarsete ja sekundaarsete sugutunnuste arengul ja suguline dimorfism ruumitajus on testosterooni mitteadaptiivne kõrvalefekt, samamoodi nagu näiteks meeste varane kiilaspäisus või 2D ja 4D sõrmede pikkuste suhe. Tõestamaks adaptiivsete teooriate ebakohasust kogusid Clint jt (2012) kokku teaduskirjanduses olemasolevad andmed liikidest, mille kohta on olemas info nii paarumissüsteemide kui ka koduterritooriumi ning ruumiliste võimete kohta sugude lõikes. Kasutati fülogeneetilisi-võrdlevat meetodit, st hinnati evolutsiooniliselt (fülogeneetiliselt) sõltumatute tõendite olemasolu vastava hüpoteesi kohta. Kuna kõige rohkem on andmeid näriliste ja inimese kohta, siis sama liigi erinevad uuringud taandavad üksteist ja lähedaste liikide tulemused osaliselt taandavad üksteist. Lõppkokkuvõttes järeldasid Clint jt (2012), et fülogeneetilist liikidevahelist võrdlevat meetodit rakendades ei ole isaste koduterritooriumi hüpotees tõestatud.

2.3 Arutelu ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi seletavate hüpoteeside üle

Käesoleva peatüki eesmärgiks on teaduskirjandusest leitud SDRV-d seletavatest hüpoteesidest välja sõeluda kõige parema seletusjõu ja laiema haardega hüpotees. Sellel eesmärgil analüüsin erinevate uuringute empiiriliste andmete sobivust ühe või teise hüpoteesi konteksti, aga lähtun ka märksa üldisematest loogilise arutluse põhimõtetest.

Kõigepealt paar sõna testosterooni kõrvalefekti hüpoteesist, kui ainukesest mitteadaptiivsest hüpoteesist eeltoodud loetus. Esiteks, see et nullhüpotees, (Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpotees) ei ole rangelt võttes kinnitatud, ei tähenda automaatselt tööhüpoteesi (testosterooni kõrvalefekti hüpotees) kinnitust. Nullhüpoteesi nõrkus võrdlevas analüüsis võib tulla ka alusuuringute vähesusest, hüpoteesile mittealluvate erandite proportsionaalsest ülehulgast või alusuuringute metodoloogilistest apsudest (vt lähemalt neljandast peatükist: Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi ja selle testimise piirangud). Igal juhul näitab Clint jt (2012) artikkel, et alusuuringute hulka tuleb suurendada ja laiendada fülogeneetilist haaret. Eriti tuleks uurida liike, mille puhul emastel on suurem territooriumikasutus, aga mitte kõrgem testosterooni tase, näiteks mõned polüandrilised kalad ja pesaparasiitsed linnud.

Teiseks võimaluseks tunnuse adaptiivsust tõestada on otseselt katsetega või vaatlustega demonstreerida, et ühel sool ruumiline võimekus reaalselt mõjutab sigimisedu rohkem kui teisel sool. Sellist eksperimenti on aga küllaltki keeruline läbi viia, kuna ruumiline võimekus on tihedas seoses teiste sigimisedu mõjutavate tunnustega (nt agressiivsus) ja nende mõjude eristamine on keeruline. Spritzer jt (2005) on läbi viinud katseid ühe uruhiire liigiga (*Microtus pennsylvanicus*), kus õnnestus näidata, et emaste valikul tõepoolest on üheks valikukriteeriumiks ruumiline võimekus. Kui aga ruumiline võimekus on emastepoolseks valikukriteeriumiks, siis allub see ka sugulise valikusurvele.

Sõjakäikude hüpotees on otseselt tuletatav polügüünsest paarumissüsteemist. Inimestel ja šimpansitel levinud isaste sõjakäigud naaberkarjade isaste vastu on tõenäoliselt neile liikidele omane tihedast isastevahelisest konkurentsist tulenev käitumine. Isastevaheliste sõjakäikude teooria, primaarse SDRV- kujundava tegurina jääb liikidevahelises võrdluses hätta, kuna tunnuse dimorfism on märksa levinum kui otseselt paarumise või ressursside hõlvamise eesmärgil organiseeritud sõjakäigud. Teisalt ei saa muidugi välistada, et muu isastevahelise konkurentsi kõrval on ka seesugused sõjakäigud inimese ja mõne muu liigi ruumilise võimekuse evolutsiooni mõjutanud.

Ka noorloomade hajumise hüpotees on nõrk ja seda on võimalik kõigutada nii loogilise arutelu kui liikidevahelise võrdluse kasutamisel. Hajumine kirjeldab üksikut liikumist kodupiirkonnast eemale, ilma vajaduseta tagasi pöörduda. Ei ole silmnähtavat põhjust, miks kodupiirkonnast jäädavalt lahkuval loomal on suurem vajadus ruumilise võimekuse järele, kui loomal kes jääb paigale. Kodupiirkonnast hajumine on ühekordne tegevus. Jäädavalt lahkuval loomal ei ole vaja meelde jätta koduteed ja ta võib hakkama saada ka ilma mentaalse kaardita või parema suunatajuta. Saab ka lihtsalt järgida maamärke, mis juhatavad kodupiirkonnast eemale (nt mäest üles, või jõge pidi üles/alla voolu). Tõenäoliselt ei oma noorloomade erinevad hajumismustrid piisavat valikujõudu, et välja kujundada erinevusi ruumilises võimekuses (Jones et al 2003).

Liikidevahelises võrdlusest paistab, et pigem on noorloomade hajumine seotud ressursside kaitsmisega. Puts jt (2007) kohaselt on liikide puhul, kelle isased kaitsevad sigimisedukuse seisukohast tähtsaid ressursse pigem emased hajuv sugupool. Inimliigi puhul on pigem isased need, kes kaitsevad ressursse ja emased hajuv sugupool, siis peaks ka

emaste ruumiline võimekus olema parem. Inimeste ruumilise võimekuse uuringud aga ei kinnita seda oletust (Puts et al 2007).

Küttide ja korilaste teooriast välja kasvanud sugulise tööjaotuse hüpoteeside nõrkused paistavad välja, kui võrrelda inimest teiste imetajaliikidega, kellel sugulist tööjaotust ei esine, aga SDRV esineb (nt. rändrotid *Rattus norvegicus*). Sellisest võrdlusest võib järeldada, et pigem on ka inimese puhul primaarseteks SDRV-d kujundavateks teguriteks polügüünse paarumissüsteemiga seotud valikusurved, mitte sugude tööjaotus. Siiski täielikku vastuolu koduterritooriumi hüpoteesi ja küttide korilaste toidukogumise hüpoteeside vahel ei ole. Paarumissüsteemidest lähtuv hüpotees ei välista inimeste sugulise tööjaotuse sekundaarset, tunnuse dimorfismi süvendavat mõju.

Emaste valikul on potentsiaali kujundada isaste ruumilist võimekust nii monogaamse, polügüünse kui ka polüandrilise paarumissüsteemi puhul. Ruumiline võimekus võib kasuks tulla toidukogumisel, mis on eelduseks nii kvaliteetse lõimetishoolde pakkumisel (tähtis monogaamses ja polüandrilises süsteemis) kui ka hea konditsiooni saavutamisel isastevaheliseks suguliseks konkurentsiks (tähtis polügüünses süsteemis) (Burger et al 2013). Ruumiline võimekus võib olla ka emastepoolseks valikukriteeriumiks, kui indikaator organismi üleüldisest heast konditsioonist ehk headest geenidest. Lisaks on oluline, kui aktiivne või avalik on emaste valik. Näiteks hajutatult elaval polügüünisel liigil, kombineerituna emase passiivse valikuga, on tõenäoliselt suurem sigimisedu parema ruumilise võimekusega isasel – sigib see isane, kes esimesena emase üles leiab. Aktiivse valiku või karjalise eluviisi puhul võivad määravamaks saada ka teised tunnused, näiteks agressiivsus. Spritzer jt (2005) on uurinud uruhiire liigi (*Microtus pennsylvanicus*) puhul emaste valikut agressiivsuse ja ruumilise võimekuse suhtes. Tihedama populatsiooni puhul tõuseb isaste agressiivsus, hõredamate populatsioonide puhul ruumiline võimekus. Üks võimalus on, et ruumiline võimekus ja agressiivsus on omavahel lõivsuhtes: mida tihedam on populatsioon seda enam eelistavad emased agressiivseid isased, mida hõredam, seda enam parema ruumilise võimekusega isaseid (Spritzer et al 2005). Varjatud valik kombineerituna lühikese innaajaga võib soodustada pigem isasepoolset partneri turvamist, kui uute sigimispartnerite otsimist, see omakorda ruumiliste võimete vähesemat arengut.

Limakalaliste (*Blennidae*) hulgas emaste valik pigem soodustab ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi isaste kahjuks, kuna see valivus eeldab emaste suuremat territooriumi ja erinevate isaste, ning nende poolt ette valmistatud pesade asukohtade meelespidamist (Costa et al 2011) (pikem refereering limakalaliste uuringust neljandas peatükis „Valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesiga seotud uuringuid vabalt elavate liikide kohta“). Emaste valikul on ilmselgelt potentsiaali kujundada ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi, aga mõistlik on sellega arvestada iga paarumissüsteemi kontekstis eraldi, arvestades nii valiku aktiivsuse kui ka avalikkuse taset. Kokkuvõttes võib öelda, et emaste valiku mõju ruumilise võimekuse sugulisele dimorfismile on vähe uuritud, kuigi potentsiaalset tunnust kujundavat valikujõudu tundub sellel mehhanismil olema. Üheks uurimissuunaks võiks olla lindudel esineva kosimiskäitumise võimalik seos SDRV-ga. Ehk, kas kosimiskingituse kvaliteet on seotud selle otsimise keerukusega ja seeläbi ruumilise võimekusega.

Kahekordse valiku hüpotees (Ecuyer-Dab, Robert 2004) on põhimõtteliselt kombinatsioon kahest hüpoteesist: koduterritooriumi hüpoteesist (polügüünsete liikide puhul) (Gaulin, Fitzgerald 1986) ja emaste suurema otsese sigimispänu ja lõimetishoolde hüpoteesist (Sherry, Hampson, 1997). Kahekordse valiku hüpotees on liikidevahelises võrdluses usutav, niikaua kui piirduda imetajate klassiga. Loomade puhul, kellel isastepoolne sigimispingutus suure lõimetishoolde tõttu ületab emastepoolse panuse, nagu näiteks mõned polüandrilised kalad (Costa et al 2011), jääb see hüpotees kitsaks, ehk sellisel juhul võib hüpoteesi ümber pöörata – isastele, kes on enam seotud lõimetishooldega, mõjub rohkem ellujäämisvalik ja hõimuvalik, emastele enam suguline valik, ning emastel on suurem territoorium ja parem ruumiline võimekus. See viimane, „ümberpööratud“ definitsioon ei sobi aga polüandriliste pesaparasitsete lehmalindude (*Molothrus*) uuringute tulemustega, kellel lõimetishoolde puudub (Clayton et al 1997). Kui imetajate puhul põhjustab emaste suurem sigimispingutus (nii otsese kui hilisema lõimetishoolde näol), nende vähemaktiivse territooriumi kasutuse, siis osade pesaparasitsete linnuliikide puhul, on emase suurem sigimispingutus hoopis seotud aktiivsema territooriumikasutamisega. Kahe liigi (*Molothrus bonariensis* ja *M. ater*) puhul tegelevad peremeeslindude pesade otsimisega ainult emased, mille tõttu on neil ka suhteliselt suuremad hipokampused ja tõenäoliselt paremad ruumilised võimed, võrreldes isaste liigikaaslastega (Clayton et al 1997). (vt lehmalindude uuringu

pikem refereering kolmandas peatükis „Valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesiga seotud uuringuid vabalt elavate liikide kohta“).

Seega tundub, et liikudes väljapoole imetajate klassi, on mõistlik piirduda koduterritooriumi hüpoteesiga, ehk siis isaste/emaste erinevused ruumilises võimekuses sõltuvad mitte niivõrd looma soost iseeneses, kui pigem liigi paarumissüsteemist ja sellega seotud eri sugude poolt rakendatavatest paljunemistaktikatest (Gaulin, Fitzgerald 1986).

Põhimõttelist vastuolu kahekordse valiku hüpoteesi ja koduterritooriumi hüpoteesi vahel ei ole. Esimene lähtub SDRV-d kujundavatest evolutsioonilistest valikusurveetest, teine aga paarumissüsteemidest, mis on nende samade valikusurvee koostoimes kujunenud. Samas võib konkreetsete liikide puhul sarnasele valikusurvele vastata erinev paarumissüsteem. Üldisest evolutsioonilisest vaatevinklist lähtudes on isegi kohatu rääkida paarumissüsteemide põhjustatud (kujundatud) SDRV-ist, lõppkokkuvõttes on põhjustajaks ja kujundajaks ikkagi evolutsioonilised valikusurved. Igapäevases teadustöös on siiski mõistlik lähtuda paarumissüsteemidest, eriti liikide puhul, millel need on selgelt välja kujunenud. Samuti on paarumissüsteemide põhine lähenemine praktiline, kuna need on varasemate põlvkondade zooloogide poolt paljude liikide puhul kirjeldatud.

Kokkuvõttes saab öelda, et siin töös esitatud hüpoteesidest, on teistest laiema haardega ja kasutatavad ka liikide vahelises võrdluses kolm hüpoteesi: emaste valiku, kahekordse valiku ja koduterritooriumi hüpotees. Siiski on Gaulini ja Fitzgeraldi (1986) koduterritooriumi hüpotees fülogeneetiliselt kõige laiahaardelisem, parima seletusjõuga ja teadustöös praktiline kasutada. Siiski tuleb ka koduterritooriumi hüpoteesi puhul arvestada mõningate piirangutega. Iga liik (või ka populatsioon) on unikaalne ja selle liikmete ruumilist võimekust võivad mõjuda spetsiifilised elukäiguomadused, mis paarumissüsteemile üldiselt omast SDRV muudavad või varjutavad. Koduterritooriumi hüpoteesi piirangutest täpsemalt peatükis „Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi- ja selle testimise piirangud“.

3. Valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesiga seotud uuringuid vabalt elavate liikide kohta

Selles peatükis vaatlen lähemalt Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi, toetavaid empiirilisi uuringuid. Uuringute valikul lähtusin kolmest põhimõttest. Esiteks, tegemist on vabalt elavate liikidega (va kodukana uuring). Teiseks püüan anda ülevaate võimalikult paljudest loomarühmadest (imetajad, kalad, linnud, peajalgised, vähid). Kolmandaks, kaasata võimalikult palju erinevaid paarumissüsteeme. Esindatud on uuringud, monogaamsete, polügüünsete, promiskuiteetsete kui ka polüandriliste liikide kohta. Peab mainima, et vabalt elavate populatsioonide kohta on uuringuid napilt. Võrreldes laboriloomadega uuritakse vabalt elavate loomade ruumilist võimekust küllaltki harva ja üldjuhul ei hinnata sugudevahelisi erinevusi.

Üheks võimaluseks kontrollida paarumissüsteemi ja sugude suhtelise ruumilise võimekuse vahelisi seoseid on võrrelda omavahel isaste ja emaste territooriumi kasutust ning ruumilist võimekust liikide puhul, millel paarumissüsteemid erinevad, kuid fülogeneetiline minevik on sarnane. Uruhiirte (*Microtus*) perekonnas esineb mitmeid liike, kelle puhul paarumissüsteemid erinevad märkimisväärselt (Gaulin Fitzgerald 1986). Gaulin ja Fitzgerald kasutasid oma uuringus vabalt elavaid uruhiire liike, monogaamset *Microtus pinetorum*'it ja promiskuiteetset *Microtus pennsylvanicus*'st.

M. pennsylvanicus'el esineb klassikaline promiskuiteetne paarumissüsteem. Isased ja emased elavad eraldi, igal isendil on oma unikaalne koduterritoorium. Isastel on sigimishooajal tüüpiliselt suuremad koduterritooriumid kui emastel ja nad konkureerivad omavahel, et hõlmata oma territooriumisse võimalikult palju emaste territooriume (Madison 1980). Isaste koduterritooriumi laiendamine on tõenäoliselt isastevahelise sugulise konkurentsi tulemus, kuna sugude vahelised erinevused territooriumi suuruses ei avaldu kuni puberteedini ja kaovad väljaspool sigimishooaega (Wolff 1989). *M. pinetorum* elab monogaamsetes mõningatel juhtudel polüandrilistes gruppides. Üks sigiv emane jagab koduterritooriumi noorloomade ja mõlemast soost täisealiste loomadega, kaasa arvatud üks või mitu sigimisvõimelist isast. Sigimishooajal isaste koduterritooriumi laiendamist ei esine (Fitzgerald, Madison 1983).

Nende kahe liigiga viisid Gaulin ja Fitzgerald (1986) läbi nii raadiotelemeetrilisi väliuuringuid kui ka labürintide läbimise katseid laboris. *M. pennsylvanicus*'e isastel olid nii suuremad territooriumid kui ka paremad ruumilised võimed, võrreldes sama liigi emastega. *M. pinetorum*i puhul ei täheldatud sugulisi erinevusi ei territooriumi suuruses ega ruumilises võimekuses. Samuti ületasid *M. pennsylvanicus*'e isased *M. pinetorum*'i isaseid ruumilises võimekuses. Katsete järelalusena leidsid Gaulin ja Fitzgerald, et nende hüpotees on kinnitust leidnud, samas tunnistades, et kahe liigi võrdlemisel, näigu tulemused nii veenvad kui tahes, on vähene statistiline seletusjõud ja hüpoteesi lõplikuks kinnitamiseks on vaja rohkem uuringuid.

Jašarevič jt (2012) kasutasid võrdlevas uuringus helehamstriku perekonda (*Peromyscus*), kellel sarnaselt Gaulini ja Fitzgeraldi poolt kasutatud *Microtus* perekonnale on perekonnasisene paarumissüsteemide varieeruvus suur. Sarnaselt *M. pennsylvanicus*'ele polügüünne *Peromyscus maniculatus bairdii* suurendab sigimishooajal oma koduterritooriumi, et otsida sigimispartnereid. Samas monogaamne isane *Peromyscus californicus insignis* kasutab sama suurt territooriumi kui emane ja paarub ühe kindla emasega (Wolff 1989). Lisaks ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi ja paarumissüsteemide vaheliste seoste kinnitamisele oli Jašareviči uurimisgrupi (2012) üheks eesmärgiks kaardistada käitumiseelistused ja kognitiivsed tunnused, mis võivad kaasa tuua parema tulemuse ruumilist võimekust nõudvates testides. Leiti, et olulisteks teguriteks, mis põhjustavad *P. maniculatus bairdii* paremaid ruumilisi võimeid võrreldes sama liigi emaste ja kontrollliigi isastega on kognitiivsetest tunnustest - paranenud ruumiline mälu (*spatial memory*); käitumuslikest tunnustest - suurenenud aktiivsus (*activity*), kõrgeenenud uudishimu (*exploratory behaviour*) ja vähenenud kartlikkus (*anxiety-like behaviour*). *P. maniculatus bairdii* suurenenud aktiivsus, uudishimulikus ja vähenenud kartlikkus sigimishooajal on ilmselt vajalikud komponendid isastevahelises sugulises konkurents (Jašarevič et al 2012).

Eelpool kirjeldatud Ecuyer-Dab, Robert'i kahekordse valiku hüpoteesi kohaselt on isaste ja emaste imetajate ruumilise võimekuse eripärad kujunenud erinevate valikumehhanismide tulemusel. Isastele mõjub enam suguline valik, ehk tihe isastevaheline paarumiskonkurents (koduterritooriumi hüpotees polügüünsete liikide puhul), samas emaste puhul on olulisem ellujäämisvalik (Ecuyer-Dab, Robert 2004). Tekib küsimus kumb

mehhanism on sugulise dimorfismi väljakujunemises olulisem, kas paarumishooajal paranenud isaste võimekus või emaste vähenenud võimekus. Üheks võimaluseks on uurida liike väljaspool sigimishooaega ja hiljem võrrelda tulemuste muutuste ulatust sigimishoojal tehtud uuringutega. Teiseks võimaluseks on kasutada liike, mille puhul isaste jooksuaeg ja emaste indlemisaeg ei kattu täielikult. Nii on võimalik eristada isaste jooksuajast tulenevad mõjud võimalikest emaste indlemisest tulenevatest mõjudest.

Perdue jt (2011) uurisid selleks hiidpandade (*Ailuropoda melanoleuca*) sugulist dimorfismi ruumilises võimekuses. Hiidpanda on promiskuiteetne liik, kelle puhul isaste jooksuaeg algab vähemalt kolm kuud enne emaste indlemist. Novembris muutuvad isased rahutuks ja asuvad territooriume laiendama, samas emaste innaaeg on piiratud lühikese perioodiga kevadel. Kontroll-liigina kasutati samasse, kiskjaliste seltsi (*order Carnivora*), kuuluvat monogaamset aasia sõrmiksaarmast (*Aonyx cinerea*). Selgus, et isased hiidpandid ületasid ruumilistes võimetes sama liigi emaseid, kusjuures suguline dimorfism ei olnud tingitud emaste vähenenud ruumilisest võimekusest (Perdue et al 2011). Kontroll-liigina kasutatud aasia sõrmiksaarmal sugulist dimorfismi ruumilises võimekuses ei leitud. Perdue jt (2011) sõnul on tegemist esimese uuringuga, mis uurib ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi kiskjaliste seltsi kuuluvate liikide puhul. Uuringu statistiline väärtus on siiski tagasihoidlik, kuna uuritavaid loomi oli vähe (hiidpandid - isased 8, emased 9; aasia sõrmiksaarmad – isased 4, emased 4). Kuna enamus uuringuid on keskendunud närilistele ja inimesele, siis on koduterritooriumi hüpoteesi kinnitamisel/ümberlükkamisel hädavajalik suurendada uuritavate loomarühmade hulka, et suurendada statistilist usaldusväärsust. Seetõttu on Perdue jt (2011) uuring oluline.

Lindude puhul on ruumilist võimekust uuritud laialdaselt, kuid sugulisi erinevusi on uuritud harva (Yaskin 2011). Vabalt elavate linnuliikide SDRV kohta ei õnnestunud peale polüandriliste pesaparasitsete lehmalindude (*Molothrus*) andmeid leida (Clayton et al 1997 vt allpool). Kuna tegemist on loomarühmaga, kus erinevad paarumissüsteemid on küllaltki selgelt välja kujunenud ja samas on tegemist ka enamuuritud imetajate klassist eraldiseisva fülogeneesipuu haruga, siis oleks otstarbekas koduterritooriumi hüpoteesi kinnitamiseks/ümberlükkamiseks teha rohkem uuringuid lindudega. Kirjandusest õnnestus lindude SDRV-d hindavatest teadustöödest, lisaks lehmalindudele, leida ainult

kodukanadega läbi viidud uuring, kuigi ka sel puhul tuleb arvestada laboriloomadega sarnaste piirangutega (vt lähemalt peatükist „Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi- ja selle testimise piirangud“.)

Kodukanadega läbi viidud uuringu tulemus vastab Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesile, nii kodukana kui tema otsene esivanem puna-džunglikana on polügüünse paarumissüsteemiga. Polügüünne paarumissüsteem eeldab SDRV olemasolu ja Vallortigara (1996) poolt läbi viidud uuringus see ka tuvastati. Katse õppimisfaasis tuli kanadel seostada toitu täis sööginõu selle värvi (punane/pruun) ja positsiooniga ruumis (paremal/vasakul). Teises faasis muudeti nõude positsioone juhuslikult. Selgus, et emased eelistasid sööginõu valikul pigem värvist, isased pigem positsioonist tulenevaid vihjeid.

Kuna elulised põhivajadused on selgroogsetel ja selgrootutel sarnased ja ka selgrootute hulgas on lahksooline paljunemine levinud, siis on mõistlik eeldada, et sigimisedu optimeerimiseks võivad sarnased ökoloogilised piirangud viia ka fülogeneetiliselt kaugete liikide puhul sarnaste kognitiivsete tunnuste väljakujunemisele. Selgrootutest on ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi uuritud harilikul seepial (*Sepia officinalis*) (Jozet-Alvas et al 2008), ja jõevähklasel *Orconectes rusticus*’el (Tierney, Andrews 2013)

Selgrootutest on peajalgsetel (*Cephalopoda*) kõige enam arenenud närvisüsteem, samuti kognitiivsed ja ruumilised võimed. Harilik seepia sigib elu jooksul korduvalt ja isaste vahel on terav suguline konkurents (ülevaateartikkel, Alves et al 2007). Esimeses, avatud vee katses lasid Jozet-Alvas jt (2008) seepiatel ujuda 15 minuti jooksul vabalt valitud suunas ja mõõtsid läbitud vahemaa. Lähtuti eeldusest, et läbitud vahemaa on seotud koduterritooriumi suurusega vabas looduses. Tõepoolest, uruhiir *Microtus pennsylvanicus*’e puhul on näidatud, et sugulised erinevused liikumise aktiivsuses on kooskõlas koduterritooriumide suurusega looduskeskkonnas (Perrot-Sinal et al. 1996). Teises, ruumilist õppimisvõimet mõõtvast testis asetati seepiad T-kujulisse labürinti, kus uuriti kas emased ja isased kasutavad orienteerumisel erinevaid strateegiaid. Seepiad on võimelised T-labürindis orienteerumisel kasutama kahte erinevat strateegiat: motoorne reageering (parem vs vasakpööre) või siis orienteeruma visuaalseid märke (*visual cues*) kasutades (Jozet-Alvas et al 2008).

Jozet-Alvas jt (2008) uuringus selgus, et seksuaalselt küpsed isased läbisid vaba vee katses pikemaid vahemaid kui emased, juveniilsed isased ja juveniilsed emased. Samuti kasutasid suguküpsed isased orienteerumisel rohkem visuaalseid märke kui kolm ülejäänud gruppi. Kuigi eri sood eelistasid orienteerumisel erinevaid strateegiaid, ei erinenud testi lahendamise edukus kasutatud strateegia tüübist. Jozet-Alvas jt (2008) õnnestus seepia puhul demonstreerida sugulise dimorfismi olemasolu ruumilistes võimetes. Siiski on veel ebaselge, kas ja kuidas on see erinevus seotud paarumissüsteemiga. Võib oletada, et isase aktiivsem territooriumikasutus on seotud tiheda isastevahelise sugulise konkurentsi, maksimeerimaks potentsiaalsete sigimispartnerite hulka (Jozet-Alvas et al 2008).

Jõeühiklase *Orconectes rusticus* e puhul Tierney ja Andrews (2013) T-labüridis orienteerumisel sugulist dimorfismi ei tuvastanud. See vastas ka nende tööhüpoteesile, kuna *Orconectes rusticus* e puhul ei ole kirjeldatud isaste ja emaste märkimisväärselt erinevat territooriumikasutust.

Liikide kohta, mille puhul on emasel suurem koduterritoorium kui isasel, otseseid ruumilist võimekust mõõtvaid katseid ei ole tehtud, küll on hinnatud kahe polüandrilise kalaliigi (Costa et al 2011) ja fülogeneetiliselt lähedaste pesaparasitiitsete lindude hipokampuste suurust ja ehitust sugude lõikes (Clayton et al 1997).

Limakalaliste sugukonda (Blennidae) iseloomustab polügandriline paarumissüsteem, kus lõimetishoole on jäetud isaste hooleks. Pesahoidjad isased kaitsevad pesitsusterritooriumi, mille keskel asub pesa – tavaliselt lõhe või auk kivises pinnases, kuhu nad meelitavad emaseid kudema. Emased omakorda otsivad pesasid kuhu oleks võimalik kudedada ja on tavaliselt valiv sugupool, produtseerivad mitu järjestikust marjaportsjonit ja mitu hauet ühe sigimishooaja jooksul. Seetõttu on isased limakalad märksa enam seotud ühe kitsa territooriumiga (*more site-attached*) kui emased. See annab võimaluse uurida isaste ja emaste närvisüsteemi ehituse võimalike korrelatsioone erinevate valikusurvete ja erinevate ruumiliste võimete suhtes. Kuna dorsolateraalset otsaju (*dorsolateral telencephalon*) loetakse *Teleostei* alamklassi kalade puhul homoloogiks imetajate hipokampusele, siis artikli autorid eeldavad, et emaste vajadus kindlaks teha ja meelde jätta ja uuesti üles leida isaste poolt ette valmistatud pesad, on viinud sugulise erinevuseni dorsolateraalse otsaju suuruse ja ka ruumiliste võimete osas, emaste kasuks.

Hüpoteesi testimiseks mõõdeti üle mõlema soo isendite koduterritooriumid. Samuti mõõdeti sigimishoojal üle mõlema soo isendite dorsolateraalse telephaloni suurused kahel liigil: *Saan-lipofrüüs* (*Lipophrys pholis*) ja ebalimakala perekonda kuuluval liigil (*Parablennius parvicornis*). Nagu eeldati, mõlema liigi puhul emaste märkimisväärselt suuremad koduterritooriumid korreleerusid dorsolateraalse otsaju sugulise dimorfismiga, ehk emastel olid konkreetsed dorsolateraalse otsaju osad (*dorsolateral ventral telencephalic nuclei* (DLv)) suuremad kui isastel. Teiste dorsolateraalse otsaju mõõdetud osade puhul, ei leitud suuruses sugulist erinevust. Need andmed annavad alust oletada, et DLv on seotud limakalaliste ruumiliste võimetega ja suguline valik soodustab sellise erinevuse väljakujunemist nagu juba varem on kirjeldatud imetajate ja lindude puhul (Costa et al 2011).

Pesaparasitidest linnud on heaks uurimisobjektiks koduterritooriumi hüpoteesi raames. Kui imetajate puhul põhjustab emaste suurem otsene panus lõimetishooldesse nende vähemaktiivse territooriumi kasutamise, siis osade parasitsete linnuliikide puhul muudab emaste suurem panus lõimetishooldesse nad hoopis aktiivsemateks territooriumikasutajateks. Clayton jt (1997) võrdlesid omavahel kahe erineva sigimisstrateegiaga lehmalinu (*Molothrus*) liikide isaste ja emaste suhtelist hipokampuse suurust, nii sigimishoojal kui väljaspool sigimishooaega. Kaks liiki (*M. bonariensis* ja *M. ater*) on generalistlikud pesaparasiidid ja peremeesliikiide pesasid otsivad ainult emased. Peremeeslindude pesade leidmine ja meeles pidamine on infomahukas, kuna igasse pesasse munetakse ainult üks muna ja seda peab tegema täpselt õigel ajal, et parasiidi järglane kooruks enne peremeeslinnu poegi. Nende kahe liigi puhul leiti sigimishooajal emastel suhteliselt suuremad hipokampused, kui isastel. Teine liik, *M. rufoaxillaris* on kohastunud ühele peremeesliigile ja pesasid otsivad nii isane kui emane. Selle liigi puhul varieerub hipokampuse suurus nii isasel kui emasel, olles suurem pesitsushooajal. Samas hipokampuse suhtelise suuruse sugulist dimorfismi ei esine ühelgi hooajal (Clayton et al 1997), mis kinnitab Gaulini ja Fitzgeraldi oletust, et SDRV ei sõltu mitte niivõrd looma soost kui kui pigem liigi paarumissüsteemist ja sellega seotud eri sugude poolt rakendatavatest paljunemistaktikatest. Seega on nii Costa jt (2011) polüandriliste kalade kui ka Clayton jt pesaparasitsete lindude uuring vastuolus Clint jt (2012) testosterooni kõrvalnähu hüpoteesiga (*testosterone spill over hypothesis*).

4. Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi- ja selle testimise piirangud.

Mõnede liikide puhul, millel küll vastavalt Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesile, on eeldusi SDRV-i esinemiseks, uuringute käigus mingil põhjusel dimorfismi ei ole leitud. Oletatavad põhjused võiks laias laastus jagada neljaks. Neist esimene on hüpoteesi sisuline piirang, ülejäänud hüpoteesi testimise piirangud. Esiteks, eeldatavate paarumissüsteemist tulenevate valikute mõju tunnuse dimorfismile võib olla varjutatud mõne teise ruumilist võimekust kujundava elukäiguomaduse mõju poolt. Teiseks, SDRV on nii väike, et seda ei suudeta tuvastada. Kolmandaks, SDRV esineb sesoonselt ja uuringud viiakse läbi väljaspool tunnuse dimorfismi esinemise hooaega. Neljandaks, kasutatakse palju põlvkondi piiratud territooriumil elanud laboriloomade populatsioone, kellel looduskeskkonnas esinev tunnuse dimorfism võib olla taandarenenud. Paljudel juhtudel võivad need piiravad tegurid esineda kombineeritult. Muidugi saa lõplikult välistada ka viiendat võimalust, ehk koduterritooriumi hüpotees võib olla SDRV seletamisel ebakohane.

4.1 Muud SDRV- kujundavad elukäiguomadused

Paarumissüsteemide, sugude suhteliste koduterritooriumide suuruste ja ruumilise võimekuse sugulise dimorfismi vahelised seosed ei ole ilma eranditeta. Saab välja tuua erinevaid liike, kelle puhul polügüünne paarumissüsteem ei ole viinud isaste suurema koduterritooriumi ja/või paremate ruumiliste võimeteneni. Nende liikide puhul mõjutab SDRV kujunemist/mitte kujunemist ilmselt mõni teine, oluline elukäiguomadus. Näiteks isasdominantne polügüünia, mille puhul isased peavad rituaalseid pulmaturniire ja võitlevad väikeste sümboolsete territooriumide eest, selle asemel et hallata suuri maa-alasid ja sigimispartnereid otsides laialt ringi liikuda (Gaulin, Fitzgerald 1986).

Gaulini ja Fitzgeraldi hüpotees ei ole kohaldatav ka mõnede laialt ringi rändavate karjalise eluviisiga liikidele, kelle puhul isased ja emased liiguvad üldjuhul ringi koos ja sigimisega seotud territooriumikasutus on teisejärguline võrreldes igapäevase territooriumikasutusega. Üheks näiteks on vabas looduses elavad hobused (Linklater et al 2000).

Paiksetel liikidel sõltub paarumissüsteemile omaste suguliste territooriumi kasutamise mustrite väljakujunemine ja suguline dimorfism ruumilises võimekuses ka populatsiooni

tihedusest. Näiteks ühe uruhiire liigi (*Microtus pennsylvanicus*) puhul on näidatud ruumiliste võimete sõltuvust asustustihedusest, ehk mida tihedam populatsioon, seda madalam ruumilise võimekuse üldine tase ja väiksem suguline dimorfism (Spritzer 2003).

4.2 SDRV sesoonne varieeruvus

Uuringuid läbi viies tuleb arvestada, et paljude liikide puhul on ruumiline võimekus sesoonselt varieeruv tunnus. Samuti võib varieeruda ruumilise võimekusega seotud aju osade suurus ja struktuur. Näiteks hipokampuse puhul on tegemist küllaltki plastilise organiga, mille suurus ja struktuur võib sesoonselt varieeruda suurel määral (Yaskin 2011).

Hooajalised muutused hipokampuse suuruses ja ehituses on suuresti seotud sesoonsete muutustega käitumises – hipokampus on suurem, kui loomal on ruumilist võimekust rohkem vaja. Need muutused hipokampuse suuruses ja struktuuris võivad olla seotud nii otseselt sigimisega seotud käitumistega, näiteks indlevate emaste otsimine suurel territooriumil (Gaulin, Fitzgerald 1986) või siis käitumistega, mis ei ole otseselt sigimisega seotud. Näiteks toitu koguvatel lindudel on hipokampus suurim toidukogumise tipphooajal (Sherry, Hoshooley 2010). Seega võivad ilmned vastuolud uuringutes, mis hindavad ruumilise võimekuse sugulist dimorfismi sigimishooajal või väljaspool sigimishooaega, toidukogumise hooajal või väljaspool toidukogumishooaega. Liikidel, millel esineb taliuinak on täheldatud vahetult enne ja taliuinaku ajal hipokampuse suhtelise suuruse vähenemist (Burger et al 2013).

Polügaamsest paarumissüsteemist tingitud SDRV ei pruugi sugugi avalduda paarumisperioodil, mõnel puhul on see lausa vastupidi (Burger et al 2013). Seetõttu on väga oluline hüpoteesi testimisel tunda põhjalikult uuritava loomaliigi bioloogiat.

Näiteks Burger jt 2013 viisid mitmes oravaliste sugukonda kuuluva *Urocitellus richardsonii* koloonias läbi uurimuse hipokampuse suhtelise suuruse sugulise ja hooajalise varieerumise kohta. Vastupidiselt paljudele teistele polügaamsetele liikidele ei olnud isaste *U. richardsonii* puhul suguline dimorfism hipokampuse suhtelises suuruses ulatuslikum sigimishooajal, vaid vastupidi isaste hipokampus oli suhteliselt suurem väljaspool sigimishooaega. Sigimishooajal oli isaste hipokampuse suhteline suurus sarnane emastele. Tõenäoliselt tuleneb see *U. richardsonii* koloonialisest eluviisist, kus emased paiknevad

tiheidalt (erinevalt mitmetest teistest polügaamsetest näriliselikeidest, mille puhul populatsioon on hajutatud) ja nende ülesleidmine ei eelda oluliselt paremaid ruumilisi võimeid. Samas toimub *U. richardsonii* puhul väga tõsine isastevaheline konkurents indleva emasega paaritumise nimel, kuna innaaeg ei ole emastel sünkroonne. Isaste suhteliselt suurem hipokampus väljaspool sigimishooaega on aga tõenäoliselt seletatav suguliste erinevustega toidukogumises. Suurem osa isaseid, (erinevalt emastest) kogub talveks ja kevadeks toiduvarusid. Isased ärkavad aegajalt talve jooksul talveunest ja söövad varutud toitu, samal ajal emased kasutavad ainult suve jooksul kogutud rasvavarusid ja talveuni on katkestusteta. Ilmselt on isaste toidukogumine seletatav terava soosisese sigimiskonkurentsi, et olla sigimisperioodiks heas konditsioonis (Burger et al 2013). Lõppkokkuvõttes on ilmselt ka *U. richardsonii* puhul hooajaline dimorfism hipokampuse suhtelises suuruses seletatav polügüünsest paarumisüsteemist tulenevate mõjudega, olgugi et suguline dimorfism hipokampuse suhtelises suuruses avaldub väljaspool sigimishooaega.

4.3 Laboriloomade kasutamine SDRV uurimisel

Kuna koduhiired on polügüünse paarumissüsteemiga, siis Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesi kohaselt võiks (erinevalt laborihiirte uuringutulemustest (Jonasson 2005)) eeldada hoopis isaste paremust ruumiliste võimetes. Sõltuvalt keskkonnatingimustest esineb koduhiirel kahte eri vormi sotsiaalset käitumist. Inimkaaslejatena elavad populatsioonid on üldjuhul ühiselulised, mis toob kaasa kõrgema isastevahelise agressiivsuse, individide vahelise hierarhia ja väiksemad koduterritooriumid (Frynta et al 2005). Kagu-Euroopas elab ka mitte-ühiselulisi populatsioone, mida iseloomustab madalam isastevahelise agressiivsuse tase ja suuremad kodu-territooriumid (Frynta et al 2005). Seega võib laborihiirte puhul SDRV-i mitteesinemist või kohati isegi emaste paremust põhjustada kolm mehhanismi. Esiteks piiratud territoorium laboris; teiseks, kunstlik valik; kolmandaks, laboriloomade algpopulatsioonide kommunaalne eluviis. Selles valguses oleks huvitav uurida erinevate sotsiaalse käitumisega koduhiirte metsikute populatsioonide erinevusi ruumilises võimekuses ja võrrelda neid tulemusi laborihiirte uuringutulemustega.

5. Järeldused inimese kohta

Kuna inimese SDRV on enim uuritud ja selle tundmine ilmselt ka kõige suurema praktilise väärtusega, aga teisalt on see põhjustanud ka enim hüpoteese ja tuliseid vaidlusi, siis kohaldan siinkohal oma töö järeldusi eraldi inimliigile. Siinset tööd aluseks võttes võib oletada, et meeste mõõdukas paremus ruumilist võimekust mõõtvates testides, võrreldes naistega on suure tõenäosusega peamiselt põhjustatud sugulisest valikust, ehk isastevahelisest tihedamast sugulisest konkurentsist võrreldes emastega. Lisaks sugulisele valikule võivad tunnuse sugulist dimorfismi mõjutada ka ellujäämisvalik ja hõimuvalik, kuid nende valikute osakaal on ilmselt väiksem ja empiiriliste uuringutega piisavalt kinnitamata. Kuna valdavalt on inimliik paarumissüsteemilt mõõdukalt polügüünne (Flinn, Low 1986) ja ei sigi sesoonselt, siis lähtudes Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesist võib inimesel eeldada mõõdukat ja stabiilset isaste paremust ruumilistes võimetes, mida kinnitavad ka läbi viidud SDRV uuringud. Seega sobitub inimliik hästi Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi eeldustega.

Kokkuvõte

Nii inimese kui laboriloomade uuringutes on aastakümneid täheldatud sugulist dimorfismi ruumilises võimekuses (SDRV). Esimeses peatükis käsitlen SDRV mõõtmise (hindamise) levinumaid meetodeid ja nende meetodite rakendatavust liikidevahelises võrdluses. Väiksemate loomade puhul on levinumaks vahendiks erinevad labürintid (nt *Barnes maze*, *Morris Water Maze*). Inimese puhul on kasutatud peamiselt „*paper-pencil*“ tüüpi teste, milledest kõige suurem suguline erinevus tulemustes on kolmedimensionaalse mõttelise pöördtesti puhul (*3D mental rotation test*). Viimasel ajal on inimeste ruumilise võimekuse hindamisel hakatud enam kasutama arvutisimulatsioone, peamiselt virtuaalseid labürinte, mis annavad hea võimaluse tulemuste võrdlemiseks teiste liikidega.

Teises peatükis vaatlen ja analüüsin SDRV selgitamiseks välja pakutud hüpoteese. Laias laastus saab hüpoteesid jagada kahte gruppi. Esiteks hüpoteesid, mille kohaselt peamiseks dimorfismi kujundavaks valikujõuks on suguline valik. Sellesse kategooriasse saab paigutada meeste sõjakäikude hüpoteesi (*male warfare hypothesis*), emaste valiku hüpoteesi (*female choice hypothesis*), ja koduterritooriumi hüpoteesi (*range size hypothesis*). Teiseks hüpoteesid, mille järgi peamiseks tunnuse dimorfismi kujundavaks valikujõuks on

muud loodusliku valiku vormid, ellujäämisvalik ja hõimuvalik. Sellesse gruppi saab paigutada hajumise hüpoteesi (*dispersal hypothesis*), küttide-korilaste teooriast välja kasvanud meeste naiste tööjaotusel põhinevad hüpoteesid (*female Foraging hypothesis and male foraging hypothesis*), emaste suurema otsese sigimispanuse ja lõimetishoolde hüpoteesi (*fertility and parental care hypothesis*). Lisaks on välja pakutud kahekordse valiku hüpotees (*twofold selection hypothesis*), mis tähtsustab imetajate puhul nii sugulise valiku kui teiste looduslike valikute mõjusid. Nii sugulisest valikust, kui ka muudest valikuvormidest lähtuvad hüpoteesid on adaptatsioonilis- territoriaalsed ehk seotud erinevate põhjustega, miks ühel või teisel sugupoolel on vaja territooriumi laiemalt või aktiivsemalt kasutada. Erandiks on testosterooni kõrvalefekti hüpotees (*testosterone spill over hypothesis*).

Teistest parema seletusjõu ja laiema haardega on kolm hüpoteesi: emaste valiku hüpotees, kahekordse valiku hüpotees ning koduterritooriumi hüpotees. Emaste valikul on potentsiaali kujundada SDRV-d nii polügüünsete, monogaamsete kui ka polüandriliste paarumissüsteemide puhul, seega tuleks emaste valikuga seotud võimalikke efekte hinnata iga paarumissüsteemi ja liigi puhul eraldi, arvestades nii emaste valiku aktiivsuse kui ka avalikkuse määra. Samas emaste valiku võimalikku mõju SDRV-le on vähe uuritud. Kahekordse valiku hüpoteesi saab vaadelda kui koduterritooriumi ja emaste suurema otsese sigimispanuse ja lõimetishoolde hüpoteesi sünteesi, mille seletusjõud aga piirdub peaaesjalikult polügüünsete liikidega. Kõige laiahaardelisem ja parima seletusjõuga on Gaulini ja Fitzgeraldi (1986) koduterritooriumi hüpotees, mis seob sugulise dimorfismi liigi paarumissüsteemi ja sugude koduterritooriumide suhteliste suurustega.

Olgugi et Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpotees tundub olema kõige parema seletusjõuga, ei ole see rangelt võttes teaduslikult kinnitust leidnud. Clint jt (2012) näitasid, kasutades fülogeneetilis-võrdlevat meetodit, et aluseks võttes olemasolevad uuringud ei ole koduterritooriumi hüpotees teaduslikult kinnitatud. Lähtudes evolutsioonilisest loogikast, tundub et pigem tuleneb Clint jt (2012) negatiivne tulemus fülogeneetiliselt laiapõhjaliste alusandmete vähesusest ja võimalikest piirangutest koduterritooriumi hüpoteesi testimisel. Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi kinnitamiseks või siis ümberlükkamiseks on vaja rohkem alusandmeid. Esiteks läbi viia

uuringud võimalikult erinevate paarumissüsteemidega liikidega; teiseks, suurendada uuringute fülogeneetilist haaret.

Kolmandas peatükis välja toodud valik Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesi toetavaid empiirilisi uuringuid. Uuringute valikul on lähtutud kolmest põhimõttest. Esiteks, vähendamaks sisearetusest ja piiratud territooriumist tulenevaid mõjusid on tegemist vabalt elavate liikidega. Teiseks, et suurendada fülogeneetilist haaret, on antud ülevaade võimalikult paljudest loomarühmadest (imetajad, kalad, linnud, peajalgised, vähid). Kolmandaks, kaasatud võimalikult palju erinevaid paarumissüsteeme. Esindatud on uuringud, monogaamsete, polügüünsete, promiskuiteetsete kui ka polüandriliste liikide kohta. Siiski vabalt elavate populatsioonide kohta on ruumilise võimekuse uuringuid napilt võrreldes laboriloomadega ja enamikel juhtudel ei hinnata nendes uuringutes sugulist dimorfismi.

Neljandas peatükis käsitletakse Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesi ja selle testimisega seotud piiranguid. Piirangud võiks laias laastus jagada neljaks. Neist esimene on hüpoteesi sisuline piirang, ülejäänud hüpoteesi testimise piirangud. Esiteks, eeldatavate paarumissüsteemist tulenevate valikute mõju tunnuse dimorfismile võib olla varjutatud mõne teise ruumilist võimekust kujundava elukäiguomaduse mõju poolt. Teiseks, SDRV on nii väike, et seda ei suudeta tuvastada. Kolmandaks, SDRV esineb sesoonselt ja uuringud viiakse läbi väljaspool tunnuse dimorfismi esinemise hooaega. Neljandaks, kasutatakse palju põlvkondi piiratud territooriumil elanud laboriloomade populatsioone, kellel looduskeskkonnas esinev tunnuse dimorfism võib olla taandarenenud.

Viiendas, viimases peatükis vaatlen inimesel avalduvat SDRV-d Gaulini ja Fitzgeraldi hüpoteesi kontekstis. Kuna valdavalt on inimliik paarumissüsteemilt mõõdukalt polügüünne (Flinn, Low 1986) ja ei sigi sesoonselt, siis lähtudes Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesist võib inimesel eeldada mõõdukat ja stabiilset isaste paremust ruumilistes võimetes, mida kinnitavad ka läbi viidud SDRV uuringud. Seega sobitub inimliik hästi Gaulini ja Fitzgeraldi koduterritooriumi hüpoteesi eeldustega. Siiski pole välistatud ka mõningane ellujäämis- ja hõimuvaliku mõju.

Summary

Sexual dimorphism in spatial ability: evolutionary explanations.

Lauri Palumets

Laboratory tests on both humans and animals have shown evidence of sexual dimorphism in spatial ability (SDSA) for decades. In the first chapter of my thesis, I present the most common methods of measuring SDSA and the ways these methods can be used in inter-species comparisons. In the case of smaller animals, the most common methods used are different labyrinths (i.e. the Barnes Maze, Morris Water Maze). With humans, mainly “paper-pencil” type tests are conducted, with 3D mental rotation tests showing the largest sex-based variance in the results. Lately, spatial ability has been tested using computer simulations, or virtual mazes, which easily allow results to be compared between species.

In the second chapter, I analyze the hypotheses that have been presented to explain SDSA. To generalize, these hypotheses can be divided into two categories. In the first are the hypotheses that claim that the formative selective force behind dimorphism is sexual selection. This category includes the male warfare hypothesis, the female choice hypothesis and the range size hypothesis. Other types of natural selection, as survival selection and kin-selection, characterize the second category of hypotheses on dimorphism. This category includes the dispersal hypothesis, the female foraging and male foraging hypotheses, and the fertility and parental care hypothesis. There are also twofold selection hypothesis, which takes the influence of both sexual selection as well as other natural selection types into account in the case of mammals. The hypotheses based on sexual and other forms of natural selection are adaptive-territorial, meaning they are tied to the reasons why one sex need to use a certain territory more widely or more actively. The testosterone spill over hypothesis is an exception.

Three hypotheses are stronger and more widely applicable than the others: the female choice hypothesis, the twofold selection hypothesis and the range size hypothesis. Female choice has potential to shape SDSA in context of all kinds of mating systems and therefore it is necessary to assess possible effects of female choice in context of every specific mating systems and species separately. There is also need to assess how active and overt female choice is. Although female choice has likely potential to shape SDSA

nevertheless this topic has not been researched enough at the moment. The twofold selection hypothesis can be seen as the integration of the range size hypothesis and the fertility and parental care hypothesis, the latter of which is mostly limited in its applicability to polygynous species. Gaulin and Fitzgerald's home range hypothesis (1986) is the most widely applicable. It connects sexual dimorphism with mating systems and the relative size of home ranges of the sexes.

Despite the fact that Gaulin and Fitzgerald's hypothesis seems to have the widest applicability, it hasn't been scientifically supported in the strictest sense. Clint et al (2012) used the phylogenetic cross-species comparative analysis to prove that existing research does not scientifically support the home range hypothesis. But in light of evolutionary logic, it seems that Clint et al's (2012) negative results are caused by the lack of phylogenetically wide-scale primary data and possible restrictions to testing the home range hypothesis. Therefore, we need more data to test the Gaulin and Fitzgerald home range hypothesis. First of all, we need studies done with as many different mating systems as possible, and secondly we need to increase the phylogenetic range of the studies.

In the third chapter I describe a selection of empirical studies that prove Gaulin and Fitzgerald's hypothesis. I've made the selection based on three principles: first, I've chosen studies based on freely living species in order to minimize inbreeding and the effect of a subject living in a confined territory on the results. Second, in order to increase the phylogenetic scope of the studies, I've chosen ones that give overviews of as many animal groups as possible (mammals, fish, birds, cephalopods, crustaceans). And thirdly, I've tried to incorporate as many mating systems as possible. Studies on monogamous, polygynous, promiscuous and polyandrous species are represented. Nonetheless, the number of studies based on freely living populations is scarce compared to those using laboratory animals and most of them don't evaluate sexual dimorphism.

In the fourth chapter, I talk about Gaulin and Fitzgerald's hypothesis and the limitations to studying it. These limitations can broadly be divided into four categories. First, the effect of mating system selection on dimorphism may be overshadowed by the effect of some other life history characteristics that affects spatial ability. In a second group of studies, the SDSA is so small that it's impossible to detect. In the third group, the SDSA is

seasonal and the studies were done outside of the dimorphism season. The fourth group of studies uses laboratory animals that have been kept in confined territories throughout many generations and whose naturally occurring dimorphism may have thus retrogressed.

In the fifth and last chapter, I examine SDSA in humans in the context of Gaulin and Fitzgerald's hypothesis. Since human mating systems are usually mildly polygynous (Flinn, Low 1986) and humans don't breed seasonally, then using Gaulin and Fitzgerald's home range hypothesis, we can presume a certain moderate and consistent superiority in spatial ability among males, which SDSA studies confirm. Therefore humans confirm the premises of Gaulin and Fitzgerald's home range hypothesis.

Tänuavaldus

Täna dr Juhan Javoiši pühendunud ja ennastsalgava juhendamise eest, nende hetkede eest, mis ta näpistas oma naise, laste ja teadustöö kõrvalt, et tasandada siinkirjutaja teadusalaseid ja kirjanduslikke vajakajäämisi.

Kasutatud kirjandus

- Alexander, R. D. 1979.** *Darwinism and human affairs*. Seattle: University of Washington Press.
- Allik, J., 2011.** Intelligentsus ja ühiskond. Peatükk raamatust: Möttus, R., Allik, J., Realo, Anu (Toimetajad). *Intelligentsuse psühholoogia*. Tartu Ülikooli Kirjastus.
- Alves, C., Boal, J. G., Dickel, L., 2007.** Short-distance navigation in cephalopods: a review and synthesis. *Cognitive Processes* 9:239-247
- Astur, R. S., Ortiz, M. L., Sutherland, R. J., 1998.** A characterization of performance by men and women in a virtual Morris water task: A large and reliable sex difference. *Behavioural Brain Research*, 93:185–190.
- Bird, R. B., Smith, E. A., & Bird, D. W., 2001.** The hunting handicap: Costly signaling in human foraging strategies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50:9–19.
- Burger, D. K., Saucier, J. M., Iwaniuk, A. N.; et al 2013.** Seasonal and sex differences in the hippocampus of a wild rodent. *Behavioural Brain Research* 236:131-138
- Choi, J., Silverman, I., 2003.** Processes underlying sex differences in route-learning strategies in children and adolescents. *Personality and Individual Differences*, 34: 1153–1166.
- Clayton NS, Reboreda JC, Kacelnik A., 1997.** Seasonal changes of hippocampus volume in parasitic cowbirds. *Behavioural Processes*. 41:237–43.
- Clint, E.K., Sober, E., Garland, T., Jr., et al 2012.** Male Superiority in Spatial Navigation: Adaptation or Side Effect? *Quarterly Review of Biology* 87: 289-313
- Costa SS, Andrade R, Carneiro LA, Goncalves EJ, Kotrschal K, Oliveira RF. 2011.** Sex differences in the dorsolateral telencephalon correlate with home range size in blennioid fish. *Brain, Behavior and Evolution*;77:55–64.
- Dabbs, J. M. J., Chang, E.-L., Strong, R. A., & Milun, R. 1998.** Spatial ability, navigation strategy, and geographic knowledge among men and women. *Evolution and Human Behavior*, 19:89–98.
- Danchin, É., Giraldeau, L. A., Cézilly, F., 2008.** *Behavioural Ecology*. General index – „cognitive ability“. Oxford University Press.
- Dewsbury, D. A. 1981.** An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. *Biologist* 63:138-162.
- Ecuyer-Dab I., Robert M. 2004.** Have sex differences in spatial ability evolved from male competition for mating and female concern for survival? *Cognition* 91:221–257.
- Fitzgerald, R. W., and Madison, D. M., 1983.** Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13:183-187

- Flinn, M. V., and Low, B. S., 1986.** Resource distribution, social competition, and mating patterns in human societies. In D. I. Rubenstein & R. W. Wrangham (Eds.), *Ecological aspects of social evolution: Birds and mammals* 217-243. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Frynta, D., Slábová, M., Váchová, H., Volfová, R., Munclinger, P., 2005.** Aggression and commensalism in house mouse: a comparative study across Europe and the near east. *Aggressive Behavior* 31:283–293.
- Gaulin, S. J. C., and Fitzgerald, R. W., 1989.** Sexual selection for spatial learning ability. *Animal Behaviour*, 37:332–331.
- Gaulin, S. J. C., and Fitzgerald, R. W., 1988.** Home range size as a predictor of mating system in *Microtus*. *Journal of Mammology*, 69:311–319.
- Gaulin, S. J. C., and Fitzgerald, R. W., 1986.** Sex differences in spatial ability: An evolutionary hypothesis and test. *The American Naturalist* 127:74–88.
- Gray, J. A., Buffery, A. W. H., 1971.** Sex differences in emotional and cognitive behaviour in mammals including man: Adaptive and neural bases. *Acta Psychologica*, 35:89–111.
- Haley, G. E., Raber, J., 2011.** Spatial Learning and Memory in Animal Models and Humans. *Animal Models of Behavioral Analysis Neuromethods* 50:91-109
- Hawkes, K., 1991.** Showing off: Tests of an hypothesis about men's foraging goals. *Ethology and Sociobiology*, 12:29–54.
- Hogan, R., 2006.** Who wants to be a psychologist? *Journal of personality assesment* 86:119-130
- Hubbert, H. B., 1915.** The effect of age on habit formation in the albino rat. *Behaviour Monographs* 2:1-55.
- Jacobs LF, Gaulin SJC, Sherry DF, Hoffman GE., 1990.** Evolution of spatial cognition: sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87:6349–52.
- Jašarević E., Williams A. S., Roberts R. M., Geary C. D., Rosenfeld S. C., 2012.** Spatial navigation strategies in *Peromyscus*: a comparative study. *Animal Behaviour* 84:1141–1149
- Jonasson, Z., 2005.** Meta-analysis of sex differences in rodent models of learning and memory: a review of behavioral and biological data. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 28:811–825
- Jones C. M., Braithwaite V. A., Healy S. D., 2003.** The evolution of sex differences in spatial ability. *Behavioral Neuroscience* 117:403–411.
- Jozet-Alves C., Modéran J., Dickel L., 2008.** Sex differences in spatial cognition in an invertebrate: the cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences* 275:2049–2054.

- Linklater W. L., Cameron E. Z., Stafford K. J., Veltman C. J., 2000.** Social and spatial structure and range use by Kaimanawa wild horses (*Equus caballus: Equidae*). *New Zealand Journal of Ecology* 24:139–152.
- Linn, M. C., and Petersen, A. C., 1985.** Emergence and characterisation of gender differences in spatial abilities: A meta-analysis. *Child Development*, 56:1479–1498.
- Maeda, Y. Yoon, S. Y. A., 2013.** Meta-Analysis on Gender Differences in Mental Rotation Ability Measured by the Purdue Spatial Visualization Tests: Visualization of Rotations (PSVT:R). *Educational Psychology Review* 25:69-94
- Madison, D. M. 1980.** Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7:65-71.
- O’Leary T.P., Savoie, V., Brown R.E., 2011** Learning, memory and search strategies of inbred mouse strains with different visual abilities in the Barnes maze. *Behavioural Brain Research* 216:531–542
- Perdue, B. M., Snyder, R. J., Zhihe, Z; et al. 2011.** Sex differences in spatial ability: a test of the range size hypothesis in the order Carnivora. *Biology Letters* 7:380-383
- Perrot-Sinal, T. S., Heale, V. R., Ossenkopp, K. P., Kavaliers, M., 1996.** Sexually dimorphic aspects of spontaneous activity in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*): effects of exposure to fox odor. *Behavioural Neuroscience* 110:1126–1132.
- Puts D.A., Gaulin S.J., Breedlove S.M., 2007.** Sex differences in spatial ability: evolution, hormones and the brain; in Platek SM, Keenan JP, Shackelford TK (eds): *Evolutionary Cognitive Neuroscience* 329–379. Cambridge, MIT Press.
- Reimers, S., 2007.** The BBC Internet study: General methodology. *Archives of Sexual Behavior*, 36:147-161
- Sherry, D. F., Hampson, E., 1997.** Evolution and the hormonal control of sexually-dimorphic spatial abilities in humans. *Trends in Cognitive Sciences*, 1: 50–56.
- Sherry D.,F., Hoshooley J.S., 2010.** Seasonal hippocampal plasticity in food-storing birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 365:933–43.
- Silverman, I., Choi, J., Peters, M., 2007.** The Hunter-Gatherer theory of sex differences in spatial abilities: Data from 40 countries. *Archives of Sexual Behavior* 36:261-268
- Silverman I., Choi J., Mackewn A., Fisher M., Moro J., Olshansky E., 2000.** Evolved mechanisms underlying wayfinding: further studies on the huntergatherer theory of spatial sex differences. *Evolution and Human Behavior* 21:201–213.
- Silverman, I., Eals, M., 1992.** Sex differences in spatial abilities: Evolutionary theory and data. In J. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (533–549). Oxford, UK: Oxford University Press.

- Smith, E. A., 2004.** Why do good hunters have higher reproductive success? *Human Nature* 15:343–364.
- Spritzer, M.D., Meikle, D.B., Solomon, N.G., 2005.** Female choice based on male spatial ability and aggressiveness among meadow voles. *Animal Behaviour* 69:1121-1130
- Spritzer, M. D. 2003.** Spatial ability, dominance rank, and sexual selection among meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*). Ph.D. thesis, Miami University.
- Sunyer, B., Patil, S., Höger, H., 2007.** Barnes maze, a useful task to assess spatial reference memory in the mice. *Protocol Exchange - Nature*
- Tierney, A. J; Andrews, K. 2013.** Spatial behavior in male and female crayfish (*Orconectes rusticus*): learning strategies and memory duration. *Animal Cognition* 16:23-34
- Vallortigara, G., 1996.** Learning of colour and position cues in domestic chicks: male are better at position, females at colour. *Behav Process* 36:289–296
- Voyer, D., Postma, A., Brake, B., Imperato-McGinley, J., 2007.** Gender differences in object location memory: a meta-analysis. *Psychonomic Bulletin and Review*, 14:23–38.
- Voyer D., Voyer S., Bryden M. P., 1995.** Magnitude of sex differences in spatial abilities: a meta-analysis and consideration of critical variables. *Psychological Bulletin* 117:250–270.
- Williams, C. L., Barnett, A.M., Meck, W. H., 1990.** Organizational effects of early gonadal secretions on sexual differentiation of spatial memory. *Behavioral Neuroscience*, 104:84–97.
- Williams, C. L., Meck, W. H., 1991.** The organizational effects of gonadal steroids on sexually dimorphic spatial ability. *Psychoneuroendocrinology* 16:155–176.
- Wolff, J. O., 1989.** Social behavior. In: *Advances in the Study of Peromyscus (Rodentia)* (Ed. by Kirkland G. K. and Layne J. L.), pp. 271-292. Lubbock: Texas Tech University Press.
- Wrangham, R. W., Glowacki, L., 2012.** Intergroup aggression in chimpanzees and war in nomadic huntergatherers: Evaluating the chimpanzee model. *Human Nature*, 23:5-29
- Yaskin V.A., 2011.** Seasonal changes in hippocampus size and spatial behavior in mammals and birds. *Biology Bulletin Reviews* 2011:279–288.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Lauri Palumets _____
(*autori nimi*)

(sünnikuupäev: 30.04.1982 _____)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Ruumilise võimekuse suguline dimorfism: evolutsioonilised seletused _____
(*lõputöö pealkiri*)

Mille juhendaja on Juhan Javoš _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **23.05.2012**